

Лежявичюс Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс, «Мокслас», 1986. - 273 с.

ГЛАВА I. МЕТОДОЛОГИЯ ОБЩЕБИОЛОГИЧЕСКОГО СИНТЕЗА

Каждый исследователь, занятый поиском наиболее общих биологических законов, раньше или позже непременно сталкивается с тем обстоятельством, что живые объекты ему кажутся чрезвычайно сложными, а многие явления — уникальными, не поддающимися объяснению. Как довольно типичное мнение на этот счет можно напомнить высказывание известного эволюциониста Э. Майра (1970). Он полагает, что каждая живая система изобилует таким количеством обратных связей и метаболических путей, что полное ее описание становится невозможным, тем более что и изучение невозможно иначе, как только путем расчленения на составные части, а это делает анализ бессмысленным. Даже исход микроэволюции, не говоря уже о макроэволюции, становится непредсказуем, пишет Э. Майр, ибо многие биологические процессы, в том числе и действие самого естественного отбора, не имеют строго заданного направления — оно в большой степени случайно.

Когда речь заходит о теоретической биологии и ее относительно скромных успехах по сравнению с теоретической физикой, то обычно в свое оправдание биологи ссылаются на куда большую по сравнению с физикой сложность объекта изучения. В этом, видимо, есть доля истины, хотя мы не вправе отбросить альтернативное толкование, состоящее в том, что сложность реального мира не есть нечто раз и навсегда данное. Эта сложность относительна, это ~ мера соответствия методов естествознания объекту изучения. Сегодняшняя наука обладает методологией, вполне пригодной для исследования и управления событиями косной природы, а что касается явлений жизни, то эти подходы, думается, применимы в гораздо меньшей степени. Вполне вероятно, что разработка новых, более отвечающих специфике жизненных явлений приемов анализа и синтеза приведет к снятию кажущейся сложности. Это мнение, по-видимому, не является общепринятым, так как количество работ, направленных на борьбу с проклятием сложности, очень незначительное. Стратегия большинства биологов-теоретиков состоит в лобовой атаке, когда на базе уже испробованной классической методологии строится система исходных постулатов, позаимствованных из физики, химии, кибернетики или представляющих собой некую модификацию последних, после чего путем дедукции делаются выводы, пригодные для объяснения того или иного биологического события. Вслед за А. А. Любищевым (1982) мы склонны думать, что первое, к чему должен приступить биолог-теоретик, это — критически пересмотреть методологические основы биологии как науки. И лишь в случае успеха в этой области можно надеяться на реализацию конечных целей. Вполне возможно, что главный недостаток многих предпринятых в прошлом попыток построения общебиологических концепций состоит не в ложности утверждений конкретно-содержательного характера, а в недостаточно продуманных приемах анализа и синтеза.

1.1. Теория и биологический эксперимент

В таких сравнительно концептуально развитых науках, как физика и химия, между экспериментальными и теоретическими исследованиями существует более тесная связь, чем это имеет место в биологии. Для этих наук довольно привычна ситуация, когда глубокий теоретический анализ предшествует экспериментам и направляет эмпирические исследования по определенному, наиболее рациональному руслу. Более того, результаты

физического эксперимента могут служить критерием истинности теоретических построений. История биологии, к сожалению, знает лишь несколько примеров подобного рода. Так, в 1954 г. Г. Гамов произвел несложный теоретический анализ, показавший, что наиболее вероятным представляется существование трехбуквенного генетического кода. В течение последующих 10 лет эта гипотеза подвергалась строгой экспериментальной проверке, которую успешно выдержала.

Отсутствие сотрудничества — это еще полбеда; прискорбнее то, что биологи до сих пор с недоверием, а иногда и с определенной долей предвзятости относятся к самой возможности такого сотрудничества. Девиз многих биологов — факты говорят сами за себя. Его следует истолковывать приблизительно так: единственно верной стратегией является накопление эмпирических фактов; обобщив факты, можно вывести научные законы, следовательно, нет необходимости в построении отвлеченных гипотетико-дедуктивных схем. Думается, что стоит остановиться на этом подробнее.

Поиск законов — это истинная цель пауки. В доказательство этого достаточно вспомнить историю химии. В свое время она представляла собой массу фактических данных, связанных между собой большим числом эмпирических правил. Она и впрямь была очень сложной наукой. Но после появления периодического закона Д. Менделеева львиная доля сложности исчезла, и оказалось, что все прежние эмпирические правила могут быть выведены дедуктивным путем из теории. Более того, эта теория предсказывала свойства еще не открытых химических элементов.

Относительно необходимости стройных теорий и законов существует полное единогласие, но продолжают споры о путях их поиска и решения. Построением теорий заняты и теоретики, и экспериментаторы, но используют они при этом разные подходы. По сути конфликт между ними — это конфликт между двумя «идеологиями» науки, а именно — дедуктивной и индуктивной.

Индукция может быть полной и неполной. При полной индукции обобщение строится на знании всех частных случаев, при неполной — нам известна лишь их часть. Например, если мы убедились в том, что у фага T4 генетический код трехбуквенный, то даже при отсутствии конкретных данных это дает нам основание предположить наличие такого же типа кода у всех организмов на Земле. Это типичный пример применения неполной индукции. Чтобы она стала полной, требуются сведения о коде всех без исключения видов.

Полная индукция — практически недостижимый идеал, причем вряд ли разумно к нему и стремиться в виду невообразимо больших затрат на изучение всех частных случаев. По этой причине, хотя факты и «говорят сами за себя», мы должны свыкнуться с мыслью, что все их никогда не установить, следовательно, если рассчитывать только на имеющиеся данные, многое навеки так и останется невыясненным. Кроме того, науке нужны не столько «говорящие за себя» факты, сколько говорящие о фактах законы и выводимые из них методы управления объектом. Когда явлений и относящихся к ним фактических данных становится очень много, то в конце концов может наступить момент, когда их окажется чересчур много и уже невозможно будет разобраться, какой из них факт, а какой — всего лишь артефакт. Так что теоретизация посредством индукции или дедукции является необходимым элементом биологических исследований.

Отправной точкой при дедукции являются гипотетические принципы, а результатом — следствия, касающиеся частных фактов; при индукции совершается обратное действие. Метод дедукции чаще используют теоретики, индукции — экспериментаторы. Хотя и те и другие стремятся придти к неким теориям и законам, у теоретика эти теории чаще бывают отвлеченными, не имеющими под собой реальной почвы, в то время как экспериментатор подчас страдает своеобразной «близорукостью», обусловленной присущими методу неполной индукции недостатками.

С первого взгляда может показаться, что эти подходы в корне противоречивы. Однако на практике все обстоит так, что они взаимодополняют друг друга, и ни один из них невозможен в изолированном виде. Скажем, для того чтобы найти некие общие принципы, исследователь,

пользующийся дедуктивным подходом, обязан хорошо знать конкретный эмпирический материал, иначе он рискует получить внутренне непротиворечивую, но чисто умозрительную, не имеющую практического применения схему. Кроме того, как требует сама суть дедуктивного метода, должна соблюдаться ничем не стесняемая свобода в выборе постулатов, оправдываемых лишь своей внутренней простотой и, если угодно, красотой. Что касается процесса накопления фактов, то буквально на каждом шагу мы вынуждены прибегать к исследованию так называемых модельных объектов, служащих для проверки рабочих гипотез относительно куда большего числа биологических видов, которые, естественно, не могут быть все изучены. Так что элементы дедукции присутствуют и здесь. Неполная индукция применялась и применяется, притом с успехом и не только в биологии. В оправдание такого подхода обычно ссылаются на то, что обобщения, опирающиеся на частные эмпирические факты, очень часто подтверждаются дальнейшими наблюдениями и экспериментами. Бывает, однако, и так, что результаты последующих исследований вносят поправки в дотоле казавшийся истинным эмпирический закон. Но универсальность и инвариантность, видимо, и впрямь представляют собой неотъемлемую черту окружающего нас мира, и именно они делают возможным успех в применении метода неполной индукции. Примером может служить все тот же генетический код, универсальность которого хоть и не стопроцентна, но близка к этому. Видимо, природа весьма однообразна в своих наиболее существенных проявлениях.

Таким образом, индуктивный подход имеет полное право на существование, он еще долго будет служить биологам. Однако вряд ли разумно приуменьшать значение дедуктивного метода. Одним из главных достоинств последнего является то, что, оперируя не только зафиксированными, но и теоретически мыслимыми событиями, он способствует более глубокому пониманию природы явлений. Для иллюстрации сказанного вернемся к работам Г. Гамова. Теоретическому анализу он подвергает несколько типов генетического кода. При наличии двухбуквенного кода должно быть не более $4^2 = 16$ разных кодонов, т. е. меньше числа имеющихся в белках типов аминокислот. Если допустить наличие четырехбуквенного кода, то число кодонов увеличивается до $4^4 = 256$, что почти в 12 раз превышает количество аминокислот. Природа, рассуждал Г. Гамов, не может быть столь расточительной. (Данное утверждение выступало в качестве главного теоретического принципа.) Следовательно, заключил он, наиболее оптимальным представляется трехбуквенный код ($4^3 = 64$). Ценность этого арифметически простого анализа состояла не столько в том, что он, как уже говорилось, способствовал целеустремленному поиску экспериментального решения проблемы, сколько в объяснении того, почему реализовался именно этот тип кода. Эмпирическое же обобщение в отличие от гипотетико-дедуктивной схемы не содержит ответа на вопрос, почему из всего множества, казалось бы, равных возможностей природой была выбрана именно эта. В этом, пусть и весьма примитивном, примере со всей очевидностью проявляется узость чисто индуктивного подхода.

Как уже упоминалось, конечная польза от дедуктивного метода зависит, с одной стороны, от того, удалось ли теоретику построить действительно простую и стройную систему исходных принципов, с другой — достаточно ли хорошо следствия, полученные из этих принципов, объясняют и предсказывают реально наблюдающиеся события. Эти требования почти полностью определяют принципы построения гипотетико-дедуктивных схем. Они сводятся к следующему. В стадии составления системы гипотез, или исходных принципов, достаточным критерием истинности могут быть их простота и стройность. Затем следует сама дедукция, т. е. вывод следствий, и соотнесение последних с эмпирическими фактами. В случае неудовлетворительного описания реальности все должно начинаться сначала: построение системы гипотез, дедукция, сопоставление с фактами. Как мы увидим далее, решить, достаточно ли хорошо следствия описывают моделируемые события, подчас, причем особенно часто в биологии, бывает нелегко. И вообще, на практике гипотетико-дедуктивный метод выглядит куда более сложным, нежели может показаться из нашего описания. Указанная этапность предполагает очень тесное сотрудничество между биологами-

теоретиками и экспериментаторами. В случае отсутствия такого контакта от теоретиков требуется обширное и достаточно глубокое знакомство с фактическими данными. К сожалению, это требование не так часто, как того хотелось, соблюдается в реальной жизни: сотрудничество обычно бывает недостаточным, а теоретик и впрямь не может объять необъятное. При этих обстоятельствах теоретику лишь с большим трудом удается переход с плоскости отвлеченных, абстрактных рассуждений в плоскость фактов. Отчасти этим, по всей видимости, и объясняется та неудовлетворенность результатами «теоретизирования», которая особенно заметна у биологов, занятых полевыми исследованиями.

1.2. Источники появления противоречий во мнениях

У того, кто знаком с биологией лишь по учебнику, может создаться впечатление, что большинство биологических принципов, лежащих в основе функционирования и развития биосистем, уже известны, а споры ведутся в основном из-за деталей. Специалисту же картина представляется куда более запутанной.

Скажем, эволюционисты, как правило, отдают себе отчет в том, что многие и притом весьма существенные стороны развития органического мира науке не ясны до сих пор. Существует значительный разнобой во мнениях относительно механизмов, направления и отдельных этапов эволюции. Так, одни эволюционисты (их большинство) признают созидательную роль естественного отбора, в то время как другие (среди них А. А. Любищев, В. А. Кордюм и др.) считают, что его роль куда более скромна, нежели принято думать. Имеются, казалось бы, неразрешимые противоречия по поводу того, характерна ли для естественного отбора, а вместе с ним и для самой эволюции некая объективная направленность: одни признают ее наличие, другие, не менее авторитетные, столь же решительно отвергают. Нет согласия и по поводу того, продолжается ли биологическая эволюция человека и, если да, то в каком направлении она идет. Еще одной и вовсе безнадежной на сегодняшний день выглядит проблема единицы отбора. Ч. Дарвин считал, что ею является особь, и именно дифференциальная выживаемость особей обеспечивает прогрессивное развитие видов. Сейчас мы знаем уже несколько структур, претендующих на роль единицы отбора. Это — ген, признак, особь, группа или популяция, и даже целая экосистема. Мнений тут предостаточно, каждый предлагает в качестве «единственно верного» решения свое, но отдать предпочтение какому-либо одному из них — дело очень рискованное. Не менее пестрыми выглядят и другие биологические дисциплины. В этой связи встает вопрос о том, как появляются в высказываниях противоречия и можно ли их как-то преодолеть.

Можно выделить по крайней мере три типа противоречия: 1) мнимое, или семантическое; 2) противоречие вследствие ошибки при неполной индукции; 3) диалектическое, или объективное. Обсудим каждое из них в отдельности. Мнимое противоречие возникает в случае отсутствия строгого определения понятий, используемых дискутирующими сторонами. Когда же возникает вопрос, что подразумевается под данным понятием, обнаруживается, что противоречия как такового вообще-то и не было, оно имело чисто семантическую подоплеку. (Конечно, возможно и прямо противоположное развитие событий — от мнимого согласия к реальному противоречию.) Допустим, обсуждению подвергается проблема прогресса в эволюции. Один из спорящих утверждает, что превращение свободноживущей формы в эндопаразит есть акт регресса, в то время как другой с этим не согласен. При более глубоком анализе причин несогласия наверняка окажется, что дело тут не в разных взглядах касательно хода самого превращения или вызвавших его механизмов — оба спорящих в этом эволюционном событии видят упрощение организации; спор, по всей видимости, возник из-за отсутствия договоренности насчет того, что следует понимать под прогрессом и регрессом. Понятно, что в таком случае противоречия относительно объективного хода событий отсутствуют. Или еще такой пример. Очень важным является вопрос о месте процесса специализации видов в функционировании и эволюции надорганизменных систем. На этот счет существует несколько альтернативных мнений.

Однако, как это ни странно, в литературе отсутствует, насколько нам известно, общепринятое определение термина специализации и способа ее количественной оценки. Видимо, каждый из дискутирующих располагает своим, основанным на собственной интуиции определением. Во избежание мнимых противоречий требуется более строгий подход к анализу смысла исходных понятий.

Вот уже несколько десятилетий экологи спорят о том, являются ли естественные сообщества высокоинтегрированными системами, в которых каждый вид выполняет определенную функцию по поддержанию всего сообщества (концепция сообщества как суперорганизма), или же при образовании биоценоза в качестве главного фактора, определяющего его видовой состав, выступает чистая случайность (концепция индивидуалистического сообщества). Автором первой гипотезы принято считать Ф. Клементса, второй — Л. Г. Раменского и Г. Глисона. В настоящее время истинная причина этого затянувшегося спора стала ясна. Дж. Ричардсон (Richardson, 1980) подводит ему итог следующим образом. На Земле существует немалое разнообразие типов сообществ. Одни из них больше подходят под определение, данное Ф. Клементсом, другие же по своему типу организации больше соответствуют точке зрения его оппонентов. Непонимание друг друга возникло главным образом из-за того, что каждый из исследователей неправомерно распространил свои собственные наблюдения над конкретными, одного типа сообществами на все типы сообществ. Ф. Клементе имел дело в основном с устойчивыми во времени экосистемами — прериями, а Г. Глисон — с крайне нестабильными — поймами, для которых случайность действительно имеет большое значение.

Тут мы имеем дело с типичным случаем противоречия как следствия ошибки при неполной индукции. Вообще говоря, биологи-эмпирики мало заботятся о том, на какую область действительности правомерно распространение полученных ими фактов. Очень часто захватывается, без особого на то основания (если не считать естественного желания автора превратить единичный факт в эмпирический закон), более широкая область, чем следовало бы. В этом нет большого порока, однако во избежание ненужных противоречий авторам следовало бы отдавать себе отчет в том, какой методологией они пользуются при интерпретации фактов и какие недостатки ей присущи.

Наиболее сложная и интересная ситуация возникает при наличии диалектического, или объективного, противоречия. В этом случае описываемое явление настолько внутренне богато, что не умещается ни в одну из противоречащих друг другу альтернатив, и только их объединение в одну концептуальную схему делает возможным адекватное описание объекта. Философы-диалектики в такой ситуации говорят о реальном, свойственном самому объекту противоречии. Сложности тут возникают при попытке применить формальную логику. Дело в том, что, согласно ее положениям, две противоречащие друг другу мысли об одном и том же предмете или его свойствах не могут быть истинными в одно и то же время. Тем не менее в природе диалектические противоречия существуют, являясь движущей силой всякого, в том числе и биологического развития, и это требует более осторожного, нежели приписывается правилами логики, обращения с альтернативными гипотезами. Позиция «и то и другое одновременно» в этой ситуации может стать более рентабельной по сравнению с обычной формулой «либо то, либо другое». Итак, прежде чем отдать предпочтение одному из конкурирующих утверждений, следует выяснить, не отражают ли они противоречие, присущее самому объекту изучения.

В этой связи приведем такой пример. Со времен Ч. Дарвина принято считать, что для внутривидовых отношений наиболее характерны конкуренция и «борьба за существование». Это утверждение составляет основу дарвинизма. Но не так давно было замечено, что каждый раз, когда проводится моделирование микроэволюции с использованием концепции «борьбы», результат получается один и тот же: все аллели, кроме одного, или, в лучшем случае, двух из популяции элиминируются. Удивляться тут не приходится, ведь в модель было введено условие, учитывающее различия между аллелями по их способности к «борьбе». В то же время существуют неопровержимые доказательства, что большинство

природных популяций животных и растений высокополиморфны, причем по крайней мере часть этого полиморфизма отнюдь не нейтральна. И так, факты вроде бы не соответствуют теории. Но не верить фактам конкуренции тоже нельзя, они слишком хорошо известны каждому биологу. Остается, видимо, одно: заподозрить наличие диалектического противоречия. Вполне возможно, что наряду с «борьбой» и одновременно с ней в природных популяциях имеет место и некая комплиментарность отношений. Если это так, то возможно, что в противовес индивидуальному отбору, действующему в сторону уменьшения разнообразия, в природе работает и противоположный механизм. В чем он состоит — в групповом отборе (концепция, опирающаяся, кстати, на допущение комплиментарности внутривидовых отношений) или в чем-то другом — это пока для нас не столь важно. Этот пример приведен лишь для демонстрации полезности принципа дополнительности при анализе сложных биологических ситуаций. Сейчас эти две теории (индивидуального и группового отбора) кажутся альтернативными, каждая из них имеет своих сторонников, но думается, что в будущей общебиологической теории они будут мирно соседствовать и дополнять друг друга. Такое может случиться, конечно, только при условии, что особи в популяциях и в самом деле «борются» и «сотрудничают» одновременно. Нет сомнения в том, что вербальное описание и тем более математическое моделирование процессов, движимых диалектическим противоречием, составит определенную трудность. В этом в значительной степени повинен наш способ мышления. Мы свыклись с младенческого возраста с мыслью, что не может быть двух противоречащих истин относительно одного и того же явления. Возможно, она и верна по отношению к неживым объектам, но на пути к общебиологическому синтезу может оказаться серьезной помехой. Для биолога необходимо полиокулярное, или многокурсное, зрение. Этому нас учит диалектический материализм. У нас нет возможности провести более полный анализ всех типов противоречий, поэтому мы коснулись наиболее важных в теоретическом аспекте проблем.

1.3. Статус общебиологической теории

Любой биологический феномен может рассматриваться с точки зрения его функционирования и развития. Под функционированием будем понимать совокупность всех взаимоотношений типа «часть - часть» и «часть - целое» в которые вступает биологическая система в одном из временных сечений. Под последним мы понимаем состояние системы в определенный момент времени (Акофф, Эмери, 1974). Таким образом, можно сказать, что функционирование состоит главным образом из отношений в пространстве. Когда же мы говорим о развитии, то имеем в виду временную последовательность состояний. Биология индивидуального, биоценотического (сукцессии) и эволюционного развития имеет дело со многими временными сечениями, причем рассматриваемый промежуток времени может составить от долей секунд до нескольких миллиардов лет. Следовательно, биологию развития интересуют не столько отношения в пространстве, сколько связи во времени. Сразу же заметим, что отделить временную составляющую от пространственной можно лишь чисто логически, концептуально. Однако в целях теоретического анализа такое расчленение может быть полезным.

В функционировании также чисто концептуально можно выделить три относительно независимых аспекта: 1) субстанциальный; 2) организационный; 3) физической природы. Субстанциальная основа биосистемы — это то, из чего состоит данный объект, каков его материальный носитель. Организация кроме субстанции включает в себя еще и способ соединения частей в функционирующую систему. Понятно, что один и тот же набор частей может быть соединен множеством различных способов. Организационный аспект охватывает и другие стороны отношений типа «часть—часть» и «часть—целое», а именно процессы управления и обмена информацией. Этот аспект в основном и имел в виду Л. Берталанфи, когда полвека тому назад писал (Bertalanffy, 1937): «Наша задача должна заключаться главным образом в том, чтобы рассмотреть живые существа как системы особого вида с присущим им динамическим взаимодействием составляющих их элементов и выявить

действующие здесь законы систем, которые определяют порядок частей и процессов по отношению друг к другу. Необходимо исследовать как части и процессы, так и отношения, в которых они состоят между собой и к целому. В нахождении законов этих систем «организмизм» видит главную задачу современной биологии». Физическая природа функционирования биосистемы определяется характером вещественно-энергетических отношений. Здесь основной акцент делается не на строение объекта или присущие ему способы управления, а на природу проявляемой им и его частями активности, на конечные «цели» управления. При отвлечении от субстрата и способа организации у нас остается лишь вещественно-энергетическая сторона дела, которую можно рассматривать как физический смысл функционирования живых структур.

Данные здесь определения многим читателям могут показаться несколько произвольными, не совсем соответствующими общепринятой терминологии. Тем не менее автор готов настаивать на своем и считает, что по крайней мере часть упреков в его адрес отпадет при ознакомлении с последующим материалом. Ведь терминология не может быть самоцелью, она хороша или плоха лишь в той мере, в какой помогает или мешает анализу и синтезу знаний.

Как уже было оговорено, временная и пространственная составляющие на практике настолько переплетены, что их расчленение возможно лишь концептуально. Тем не менее в процессе специализации биологов временной и пространственный аспекты существенно обособились; да и указанные три аспекта функционирования изучаются представителями различных дисциплин. Скажем, биокибернетики занимаются главным образом организационной стороной, биофизики отдают предпочтение вещественно-энергетическим потокам, а субстанциальный аспект остался в поле зрения биохимиков, цитологов, морфологов. Безусловно, такую классификацию дисциплин по объектам изучения нельзя считать удачной, тем более что в последние годы заметна тенденция к интеграции, взаимопроникновению разных подходов.

По-видимому, общебиологической теорией следует называть концепцию, в которой совмещены все четыре главных аспекта, а именно: подход с позиций развития, субстанции, организации и физической природы функционирования. При этом должны учитываться, естественно, особенности функционирования и развития всех структурных уровней, начиная с молекулярного и кончая биоценологическим. Если к тому же принципы функционирования используются при конструировании законов развития, такую общебиологическую теорию можно считать единой. Приведенная выше терминология используется во всем последующем изложении.

Несколько десятилетий тому назад большой популярностью, особенно среди биологов-теоретиков и философов, пользовались всякого рода дефиниции жизни как некоего целостного феномена, суть которого можно свести к нескольким основополагающим свойствам: способности к размножению, гомеостазу, изменчивости, наследованию, эволюции и т. д. Иногда это были обычные эмпирические обобщения, хорошо известные биологам. Однако довольно часто они были выдержаны в крайне абстрактном стиле, с использованием квазифилософских понятий, механически, порой без анализа их биологического содержания, будучи привнесенными в совершенно новую для них область. Естественно, что эвристическая ценность этих определений не могла быть значительной. Да и сама идея создания емкой и в то же время полезной в каждодневном обращении формулы жизни была сомнительной. Неудивительно поэтому, что в последующие годы такого рода определения встречались весьма редко. Этот в общем-то уже ставший историей этап развития биологии интересен лишь постольку, поскольку он иллюстрирует стерильность слишком абстрактных положений, из которых сделать выводы относительно конкретных биологических явлений оказывается невозможным. Нет сомнения в том, что диалектический материализм способен вместить всю теоретическую биологию, однако столь же очевидно, что вывести из него биологические законы не просто. Таким образом, уровень абстракции общебиологической теории, видимо, должен быть намного ниже того, который характерен для философских

высказываний. Вместе с тем в такой теории не должны присутствовать одни лишь эмпирические обобщения. Как было показано выше (см. разд. 1.1), индуктивный подход привязывает исследователя к конкретным биологическим фактам, выдавая их за единственно возможные, в результате из поля зрения ускользают нереализованные потенции. Это ведет к существенному обеднению содержания научных объяснений. Кроме того, каждая биологическая дисциплина (а их сейчас по крайней мере несколько десятков) оперирует своими, только ей присущими понятиями, хотя за ними подчас и скрываются явления, имеющие в соседней области аналоги, именуемые по-иному. Это обстоятельство существенно затрудняет процесс выявления эмпирических законов общебиологического содержания. Поэтому иногда могут быть целесообразными частичный отказ от специфических терминов и поиск более общих понятий и концепций, из которых ускользнули детали, но зато осталось самое существенное. В этом гипотетико-дедуктивный метод может оказать хорошую услугу. По всей видимости, будущая общебиологическая теория должна быть составлена из принципов, по своему уровню абстракции близких к эмпирическим законам, и в то же время настолько абстрактных, чтобы в них нашли отражение наиболее существенные стороны функционирования и развития всех без исключения структурных уровней, начиная молекулярным и кончая биоценоотическим. Такая теория, скорее всего, будет казаться чересчур абстрактной для биолога-экспериментатора и слишком конкретной для философствующего биолога, но это неизбежно во всякой истинно общебиологической доктрине.

1.4. Системный подход

Организационный аспект биологических систем интересовал биологов и раньше, но началом истинного «штурма» данной проблемы стал 1948-й год, когда появилась кибернетика, а вскоре и общая теория систем.

Объектом изучения кибернетики стали так называемые кибернетические, или целеустремленные, системы. Они состоят из блока управления, управляемой части и каналов прямой и обратной связи. Примерами таких систем могут быть автопилот, ЭВМ, живой организм, мозг, общественная организация. Подразумевается, что цель, преследуемая кибернетической системой, может быть задана извне, скажем, оператором, или быть имманентным свойством самой системы. Крупным нововведением, сделанным кибернетикой, стало понятие обратной связи, идущей от управляемой части к блоку управления и передающей информацию о состоянии управляемого процесса.

Любые рассогласования между требуемым и действительным значением регулируемого параметра благодаря обратной связи вызывают избирательную реакцию со стороны управляющего устройства. В результате значение регулируемого параметра подвергается незначительным колебаниям, несмотря на возмущающие воздействия.

Еще одним новым подходом, предложенным кибернетиками (К. Шенноном и его последователями), является теория информации. Ее можно трактовать, видимо, как теоретическое ядро кибернетики.

Выше уже говорилось, что функциональная биология занята изучением трех аспектов жизненных явлений: 1) субстанциальной основы, 2) физической природы и 3) способа организации. Для первого основополагающими понятиями являются субстанция, масса, для второго — энергия, для третьего — информация. Пожалуй, из этих понятий термин информации вызывал и продолжает вызывать наибольшее число дискуссий.

Научное значение термина информации обычно связывается с именем К. Шеннона, опубликовавшего в 1948 г. статью «Математическая теория связи». В ней автор для измерения количества информации применил уравнение для энтропии, взятое из статистической термодинамики. Информация же — это мера устранения неопределенности знания об объекте. По отношению же к самому объекту информация стала мерилем имеющейся в нем неопределенности (энтропии). Поэтому потенциально наиболее информативными являются такие системы, как молекулы газа, пребывающего в состоянии

термодинамического равновесия, таблица случайных чисел, случайный набор букв. В этой связи понятным становится данная авторами теории информации трактовка H как меры «информации, выбора и незнания» (Shannon, Weaver, 1959).

Позже понятие информации обогатилось новым содержанием. Отчасти этому способствовал принцип негэнтропии, выдвинутый Л. Бриллюэном (1960). Он предложил потерю физической энтропии самой системой рассматривать как приобретение ею отрицательной энтропии, или негэнтропии. Информация, согласно Л. Бриллюэну, есть мера удаления системы от термодинамического равновесия, ее способность выполнять механическую или другого рода работу. Такую информацию (негэнтропию), присутствующую в физическом теле безотносительно к существованию субъекта, автор назвал связанной и предупредил, что ее следует отличать от свободной информации, содержащейся в наборах абстрактных, не имеющих физического смысла символах. Молекулы газа, находящегося в термодинамическом равновесии, максимально информативны для постороннего наблюдателя, в то время как количество связанной информации в такой системе равно нулю. Еще более емким понятие информации стало в трактовке У. Р. Эшби (1959) — одного из „отцов“ кибернетики. Внешний мир, пишет он, полон ограничения разнообразия (= неопределенности — Э. Л.). Все вещи (предметы) носят на себе отпечаток ограничения. К примеру, из всего множества возможных положений и скоростей планет в действительности встречается лишь некоторое намного меньшее подмножество. Информационное содержание тесно связано с множеством потенциальных возможностей. Отсутствие разнообразия в системе может означать, что в ней или вне ее имеются некие силы, сводящие все возможности к одной. И впрямь, «существование любого инварианта в некотором множестве явлений подразумевает наличие ограничения. В самом деле, существование инварианта означает ведь, что осуществляется не вся область разнообразия». Процесс познания есть не что иное, как отражение в мышлении ограничений разнообразия, свойственных объекту изучения. Эти ограничения преломляются в сознании, приобретая черты научного закона. Если бы поведенческие ограничения в окружающем нас мире отсутствовали, познание было бы невозможным. Таким образом, Эшби информацией называет всякое отклонение от непредсказуемого, предельно случайного поведения.

Несмотря на, казалось бы, довольно большую емкость понятий, теория информации (как шенноновская, так и разного рода ее модификации) в биологии до сих пор не нашла широкого применения. Правда, предпринимались попытки подсчитать количество бит, содержащихся в ДНК, белках и многоклеточном организме (см. Аптер, 1970). Другое применение информационный подход нашел в экологии, где с помощью формулы для статистической энтропии вычисляют видовое разнообразие сообщества. Но это, пожалуй, и все.

Генетика мало выиграла от упомянутых расчетов, проведенных на последовательностях элементов, входящих в ДНК и белок. Дело, наверно, в том, что при этом измеряется присущее первичной структуре макромолекул разнообразие, в то время как биолога больше интересует то, откуда это разнообразие берется и имеются ли какие-то объективные силы, ограничивающие это разнообразие. Известно, скажем, что многие, если не все локусы ДНК, подвержены мутационным изменениям, но столь же хорошо доказано, что благодаря стабилизирующему отбору гены проявляют консервативность, т. е. отбор здесь выступает в качестве фактора, ограничивающего эволюционное поведение элементов ДНК. Если пойти вслед за Эшби, то это означает, что мутации задают поле потенциальных возможностей, а отбор это поле определенным образом ограничивает, играя тем самым роль генератора биологически значимой информации. При таком понимании информации акцент переносится с синтаксиса на семантику, что делает этот подход труднее формализуемым, но куда более полезным для биолога.

Попробуем более строгим образом выразить идеи, впервые высказанные У. Р. Эшби. За отправную точку примем определение, согласно которому информация может накапливаться в системе только в том случае, если эта система способна ограничивать поведение своих

элементов. Для иллюстрации воспользуемся схемой (рис. 1), где состояние системы изображено в виде точки в двумерном фазовом пространстве. Прерывистые стрелки отмечают поле потенциальных возможностей в каждом из временных сечений, а сплошные стрелки — реальное поведение объекта. Ясно, что в случае, когда для всех возможностей существуют примерно равные шансы на реализацию, система будет вести себя крайне хаотично. Если же в фазовом пространстве имеются некие предпочитаемые области, то в поведении объекта будет заметна определенная инвариантность, выражающаяся либо в сохранении во времени некоторой направленности движения репрезентативной точки, либо в отсутствии всякого движения несмотря на наличие поля потенциальных возможностей. Будем считать, что информацию, содержащуюся в материальной системе, можно измерить путем вычета реализуемой неопределенности поведения из всего поля потенциальных возможностей. При прочих равных условиях информативность системы тем выше, чем больше инвариантность ее поведения (Лежачичус, 1983).

Итак, возможны по крайней мере две точки зрения на информацию. Согласно классической шенноновской, информация есть мерило неопределенности, присутствующей в изучаемой субъектом системе. Чем более сложным, трудно предсказуемым является поведение объекта, тем больше информации можно получить при его изучении. Другой подход, отстаиваемый в первую очередь Л. Бриллюэном и У. Р. Эшби, нацелен на оценку информации, присутствующей в самом объекте безотносительно к субъекту. Здесь информация есть мера устранения неопределенности поведения объекта. Чем более «целенаправленно» действует объект, тем лучше он «информирован».

В первом из этих подходов речь идет о разнообразии наличной структуры, в то время как во втором структурное разнообразие не является показателем информативности.

К примеру, пусть в каком-либо организме обнаружен локус ДНК, состоящий из одних остатков аденина, фосфорной кислоты и дезоксирибозы. Других оснований в этом локусе нет. Много или мало в нем информация? Если следовать за К. Шенноном, то, поскольку структурное разнообразие здесь отсутствует, никакой информации получить нельзя. При втором подходе ответа быть не может, потому что у нас нет сведений о характере поведения элементов этого участка ДНК. Если, допустим, окажется, что эта последовательность элементов (А А А А...) является сравнительно консервативной и почти не меняется во времени, несмотря на множество мутаций, у нас появится возможность заключить, что, видимо, любое отклонение от исходной последовательности летально, и здесь налично строжайшее ограничение неопределенности поведения, а значит, и наличие информации. И наоборот, если окажется, что организм индифферентен к любой замене элементов этого локуса, то скорее всего ограничение неопределенности, как и информация, здесь отсутствует.

Теория К. Шеннона, а отчасти и кибернетика в целом, возникли как технические доктрины, предназначенные для подбора специальных кодов и оптимальных параметров канала связи с тем, чтобы свести к минимуму потери передаваемой по этим каналам информации.

Совершенно другие цели преследует общая теория систем (ОТС).

«Отцом» ОТС принято считать австрийца Л. Бергаланфи. Свои идеи он сформулировал еще в 1937 г., однако широкому кругу читателей они стали доступны лишь в 1949 г., когда вышла его книга и он начал редактировать периодическое издание «Общие системы» («General Systems»). Согласно Бергаланфи, ОТС — это наука, изучающая общие, инвариантные для разных типов систем, независимо от их материального субстрата, принципы организации.

Поскольку все объекты научного исследования можно рассматривать как определенные системы, рассуждал он, ОТС должна стать метатеорией, т. е. ее задача — синтез всех частных, конкретно научных теорий. Кроме того, она в состоянии заменить старую, механистически-аналитическую научную парадигму у новой, системно-синтетической.

Основным способом построения такой теории Л. Бергаланфи считал поиск аналогий между объектами разного рода. Скажем, принцип обратной связи применяется в технике, биологии и социологии, следовательно, реальная основа для синтеза столь разносторонних на первый взгляд областей существует (см. также Садовский, 1974).

Наиболее характерными для взглядов Л. Берталанфи были следующие положения:

1. Целое есть нечто большее, нежели простая сумма частей; это части плюс способ их соединения.
2. Части не могут быть познаны при рассмотрении их вне целого, как и целое не может быть понято лишь путем изучения частей.

Несмотря на прогрессивность многих идей, общая теория систем Л. Берталанфи представляет собой скорее набор тезисов мировоззренческого и общеметодологического плана, нежели теорию в научном смысле этого слова.

Примерно с 1960 г. начал вырисовываться новый, математический вариант ОТС. В отличие от Л. Берталанфи, который пользовался методом индукции, представители нового направления отдают предпочтение дедуктивному подходу. В этом направлении выделяется сейчас несколько школ, каждая из которых имеет свою точку зрения на задачи и методы ОТС. Одну из школ возглавляет М. Месарович. В 1964 г. он так сформулировал задачи ОТС (Месарович, 1966) :

1. ОТС должна быть довольно абстрактной, чтобы ее можно было использовать для изучения любого рода систем, но не настолько абстрактной, чтобы лишиться конструктивной силы.
2. ОТС должна строиться с использованием строгого математического языка, а не туманных, небрежно подбираемых аналогий.
3. ОТС охватывает все концепции частного характера — теории линейных систем, связи, алгоритмов, самоорганизации и некоторые другие.

Согласно М. Месаровичу (1969), старый подход к моделированию сложных систем, основанный на описании их по частям, должен уступить место абстрактному и иерархическому подходам. При первом из них упрощение достигается за счет того, что не рассматриваются некоторые детали, считающиеся несущественными, зато система охватывается полностью. Иерархический метод состоит в построении моделей для отдельных подсистем, после чего они объединяются на основе иерархии процессов решения. Кроме обычных для аналитической парадигмы дифференциальных уравнений ОТС использует также более абстрактный аппарат, например, математическую логику, теорию категорий, теорию нечетких (размытых) множеств. Более того, ОТС узаконила неформальный язык в применении к моделированию биологических и социальных явлений. Право на существование приобрели даже чисто словесные, вербальные модели при условии, конечно, что их исходные положения определены возможно более строгим образом. Как пишет Дж. ван Гиг (1981), это объясняется тем, что ранее распространенная механистически-аналитическая парадигма неспособна дать даже точное определение и объяснение таким понятиям, как организация, самосохранение, регулирование и пр. Поэтому старый, основанный на классической математике подход терпит неудачу при исследовании высокоинтегрированных и достаточно сложных систем, обладающих свойством «неделимости».

Кибернетика и ОТС возникли почти в одно и то же время, да и развивались они параллельно, интенсивно обмениваясь идеями, так что теперь уже трудно отделить одну область от другой. И все-таки имеются кое-какие весьма существенные различия между ними. Во-первых, традиционно кибернетика всегда была более привязана к сравнительно простым техническим объектам, в то время как ОТС с момента своего зарождения тяготеет к сверхсложным биологическим и социальным системам. Во-вторых, кибернетика занята в основном исследованием структур, в составе которых можно выделить управляющее и управляемое звенья, между которыми имеется прямая и обратная связь. ОТС не ставит столь строгих требований к объекту изучения, ее в равной мере интересуют и системы, в которых имеется управление посредством динамического взаимодействия более или менее равноправных частей. К примеру, ОТС проникла в «некибернетическую» область — экологию, где способствовала появлению так называемой системной экологии. Да и понятие обратной связи в ОТС уже не играет столь большой концептуальной роли, как в кибернетике. Более расплывчатым в ОТС стал и термин информации.

Думается, что значение кибернетики и особенно ОТС для биолога состоит в том, что эти науки содействуют критическому пересмотру организмоцентризма и вообще всяких центризмов, так характерных для большого числа биологических доктрин. Они открыли путь к более системному, полицентрическому мышлению, считая, что все структурные уровни, начиная с молекулярного и кончая биоценотическим, заслуживают одинаково пристального внимания, ибо нельзя познать часть, не поняв целое, и наоборот. Такой настрой как нельзя более благоприятствует общебиологическому синтезу. Кроме того, полицентризм, как полагают представители ОТС, не будет вести к усложнению картины окружающего нас мира, а скорее наоборот, ОТС — это наука упрощать.

Что касается более конкретного вклада этих дисциплин в дело построения общебиологической теории, то он пока, как нам кажется, не соответствует тому ключевому положению, которое занимают вопросы организации и управления в общей проблематике теоретической биологии.

1.5. Термодинамический подход

Коснемся „целей“ функционирования, т. е. тех параметров, которые являются наиболее существенными для жизни как явления.

Если отвлечься от субстанциального и организационного аспектов, остается вещественно-энергетическая деятельность организмов, а именно создаваемые ими вещественно-энергетические превращения и потоки. При таком рассмотрении получается довольно абстрактная картина, ибо организмы качественно приравниваются к обычным для физики и химии субстратно-каталитическим системам. Такое абстрагирование может быть полезным в целях создания целостной физико-биологической картины мира. Этот прием тем более оправдан, что, как мы знаем, биологическая эволюция есть продолжение химической, что указывает на самую тесную связь между физико-химическими и биологическими закономерностями.

В 1862 г. вышли в свет «Основополагающие принципы» («First Principles») американского философа и естествоиспытателя Г. Спенсера. Главным стимулом развития Вселенной, по его мнению, является то обстоятельство, что любое, даже полностью гомогенное тело, испытывающее силовое (= энергетическое — Э. Л.) воздействие извне, не может длительное время сохранять свою однородность ввиду неравномерного распределения силы по площади и объему (Laszlo, 1974). В результате возникает дифференциация, степень которой должна увеличиваться со временем при условии постоянного наличия силового градиента. Следовательно, заключает Г. Спенсер, каждая сила обладает тенденцией вызывать разнообразие. Эта основополагающая закономерность толкает Вселенную от неорганизованной гомогенности в сторону сложных, высокоорганизованных структур, от хаоса — к порядку и, наконец, от зла — к добру.

На воззрения Г. Спенсера, видимо, большое влияние оказала появившаяся тремя годами раньше теория Ч. Дарвина, который тоже говорил об эволюции как о поступательном развитии в сторону все лучше адаптированных организмов. Однако примерно в те же годы физики (С. Карно, Р. Клаузиус, Л. Больцман и др.) формулируют второй закон термодинамики. Из него следует, что в изолированной системе все процессы завершаются наиболее вероятным состоянием — термодинамическим равновесием, при котором энергетические градиенты отсутствуют, система макроскопически гомогенна) а превращения прекращены. Это означает, что Вселенная должна развиваться по направлению к полному разрушению всех организованных структур. Эта теория была хорошо аргументирована и насыщена математическими выкладками. Неудивительно поэтому, что она оказала сильное влияние на великие умы той эпохи. Оптимизм, характерный для первого издания книги Г. Спенсера, в шестом становится куда менее заметен (Laszlo, 1974).

С первого взгляда может показаться, что второй закон термодинамики содержит весьма тривиальную истину. Ведь из повседневного опыта каждому известно, что всякие самопроизвольные превращения идут в сторону уменьшения внутренней энергии ($dE < 0$).

Камень, брошенный с обрыва, падает, а не летит вверх, и падение продолжается до тех пор, пока вся кинетическая энергия не превращается в тепло. Однако при более глубоком изучении становится ясно, что в природе могут самопроизвольно идти и такие процессы, для которых $dE > 0$. Так, при температуре выше 0°C лед самопроизвольно переходит в жидкое состояние, хотя для последнего характерно более высокое значение E . Иными словами, в ходе этого превращения лед не рассеивает, а приобретает энергию, причем самопроизвольно. Химикам известно немало число реакций, для которых $dE > 0$. Таким образом, изменение внутренней энергии не может служить критерием самопроизвольности природных процессов.

В поисках более подходящего критерия физики остановились на соотношении Q/T , где Q - количество поглощенной системой теплоты; T - абсолютная температура. Показатель Q/T был назван энтропией S . Оказалось, что S не может самопроизвольно убывать: она либо возрастает, либо остается постоянной ($dS > 0$). Последнее будет наблюдаться при термодинамическом равновесии, когда $S = \max$. В случае, когда система за счет воздействия извне уменьшает свою энтропию ($S \neq \max$), она непременно должна возвратиться к равновесию после снятия поддерживающего воздействия. Таким образом, удержать систему в неравновесном состоянии можно только затратив на это определенное количество энергии, в то время как возврат к равновесию совершается самопроизвольно. Такова суть второго закона термодинамики.

Выше речь шла о феноменологическом подходе, когда система рассматривается на макроуровне. Существует и другая — молекулярная, или статистическая, термодинамика. В ней энергия получает иное толкование, состоящее в следующем. Тепловое движение постоянно перетасовывает атомы и молекулы, способствуя их наиболее вероятному, т. е. наиболее беспорядочному распределению. Однако во вселенной существуют и другие силы, стремящиеся придать спонтанным процессам обратное направление. Это в первую очередь гравитационная, вращательная, ядерная, электрическая формы энергии. Противоборство энергетического и вероятностного начал выражается в том, что силы взаимодействия стараются разместить молекулы возможно более экономичным образом, а тепловое движение частиц ежесекундно стремится превратить порядок в хаос. В результате устанавливается состояние, неупорядоченность которого отлична от максимальной. Таким образом, принципы термодинамики предусматривают локальное повышение упорядоченности.

Понятия энтропии и свободной энергии имеют широкое применение в молекулярной биофизике. Показано, например, что из огромного множества трехмерных конформаций, которые может приобрести биологическая макромолекула, на деле наблюдается лишь одна, а именно та, которая обеспечивает ей минимум свободной энергии при данных внутриклеточных условиях. Реализованная структура представляет собой компромисс между силами межмолекулярных взаимодействий, с одной стороны, и тепловым движением молекул — с другой. Силы притяжения стараются свернуть макромолекулу энергетически наиболее выгодным путем, а тепловое движение постоянно препятствует этому. Меняя условия среды, можно добиться преобладания того или иного фактора.

Согласно второму закону термодинамики, S , может только возрастать ($dS_i > 0$). Значит, если $dS = 0$ (случай стационарного состояния системы), возрастание энтропии за счет внутренних процессов должно быть в точности компенсировано ее убыванием за счет взаимодействия со средой. Среда играет роль источника свободной энергии и поглотителя высокоэнтропных отходов. Считается, что в стационарном состоянии находятся живые организмы, прекратившие свой рост. Темпы притока энергии в такой организм равны темпам ее оттока. Уравновешены между собой и процессы синтеза и распада компонентов организма. Таким образом, отличие равновесного состояния от стационарного состоит в том, что при равновесии все процессы прекращаются, в то время как стационарный режим — это своеобразная проточная система.

На основе изучения открытых систем был сформулирован закон, который гласит; скорость возрастания энтропии, обусловленной протеканием внутренних процессов (dS_i/dt), в

стационарном состоянии минимальна, и система непременно переходит в это состояние из любого близкого к нему положения. Этот закон получил название теоремы И. Пригожина. Данная теорема указывает на то, что стационарная система тратит на поддержание себя наименьшее количество свободной энергии, т. е. энергетически она наиболее выгодна. Степень применимости теоремы Пригожина к биологическим явлениям пока неясна. Термодинамический подход нашел широкое применение в молекулярной биологии. Однако его влияние чувствуется и в других областях. Скажем, появление экосистемной концепции во всей ее глубине во многом обязано пионерской работе Р. Линдемана (Lindeman, 1942), который предложил рассматривать экологическое сообщество как объект, потребляющий и определенным образом преобразующий энергию. Впоследствии энергетические величины были признаны наиболее значимой «валютой» — главными показателями состояния экосистемы. Биоэнергетические аспекты в последнее время стали объектом особого внимания и в физиологии.

Но в то же время у физиков и биологов крепнет убеждение, что одними лишь законами термодинамики нельзя объяснить эволюцию и функционирование органического мира; на энергетического рода ограничения, видимо, накладываются и какие-то более специфические. По-видимому, множество наблюдаемых состояний значительно меньше того, которое допускают принципы термодинамики. Физики уже знают, чего нельзя ожидать в природе ни при каких обстоятельствах, но не совсем ясно, какие превращения из числа разрешенных более, а какие — менее предпочтительны. Сегодняшняя физика опровергла представление об «антиэнтропийности» жизни, но пока не может дать этому феномену объяснение, которое удовлетворило бы биолога. Намечающееся взаимопроникновение термодинамического и системного подходов (Lasalo, 1974; Хакен, 1980) вселяет надежду на получение такого объяснения.

1.6. Проблема объяснения эмпирических данных

Целью научной деятельности принято считать объяснение и предсказание явлений с тем, чтобы в конечном итоге можно было ими управлять (Никитин, 1970). Научные исследования обычно имеют такую последовательность: описание наблюдаемых явлений — поиск эмпирических и гипотетико-дедуктивных объяснений — предсказание существования ненаблюдаемых событий — управление объектом изучения с наибольшей пользой для общества. С чисто научной точки зрения вторая стадия является обычно и наиболее трудной и, вместе с тем, наиболее интересной.

История естествознания учит нас, что выполнение функции объяснения и предсказания под силу только тем наукам, которые располагают достаточно глубокими эмпирическими обобщениями и теориями. Недаром мерилom разработанности той или иной сферы научной деятельности обычно считают строгость и глубину имеющихся в ней теоретических построений.

Объяснение подразумевает ответ на вопрос «почему», адресованный к объясняемому событию. В биологии с этим вопросом связаны два разных аспекта: «как» и «для чего». Возьмем пример. На вопрос «почему существует хлорофилл» можно ответить, сославшись на события и структуры, предшествовавшие появлению молекулы хлорофилла. Такими структурами в данном случае будут исходные соединения и промежуточные продукты, из которых клетка при помощи определенных ферментов синтезирует хлорофилл. Поскольку для успешного синтеза необходимы соответствующие «хлорофильные» гены, ясно, что в состав объяснения следует включить и данные об этих локусах ДНК. Однако эти локусы имели предшественников в эволюционном смысле, которых тоже надо иметь в виду. Такое объяснение, в котором имеются лишь ссылки на генезис объясняемого, называют генетическим. Если же к описанию генезиса добавить еще и описание наиболее непосредственных действий, которые обусловили этот ряд преобразований, получим то, что принято называть причинным, или каузальным, объяснением (Никитин, 1970). Речь идет о том, как, под действием каких сил объясняемая вещь или явление реализовались. В примере

с хлорофиллом такого рода объяснение содержало бы сведения не только о структурных предшественниках молекулы, но и о ферментах, принимавших участие в этих преобразованиях, а также, если угодно, и о сопряженных с синтезом реакциях распада органических молекул. Однако, как было указано, кроме биохимических предшественников молекулы существуют еще и эволюционные, и они тоже требуют причинного описания, т. е. объяснения того, каким образом данный ряд преобразований генетического материала привел к появлению конечного результата — «хлорофильных» генов. Здесь необходимы ссылки на конкретные мутации, рекомбинации, акты отбора. Конечно, цепочка причинно-следственных связей при этом будет теряться где-то в недоступном для исследования прошлом, она по сути не имеет ни начала, ни конца. Однако на практике мы, как правило, ограничиваемся конечными промежутками времени.

Возможен и совершенно иной ответ на вопрос «почему существует хлорофилл»: потому, что его молекулы выполняют функцию фотосинтеза и тем самым способствуют поддержанию организма растения. Такого типа объяснения получили название функциональных. Они содержат ответ на вопрос «для чего». В случае функционального объяснения переменная времени уже не играет той роли, которая ей предназначалась в причинном описании. Здесь говорится об отношениях в пространстве (в данном конкретном примере это — характер связи между молекулой хлорофилла и его непосредственным окружением). Чтобы получить возможно более полное функциональное объяснение, мы обязаны, образно говоря, не только «подниматься вверх», до уровня организма и экологических систем, но и «опускаться вниз», вплоть до молекулярных и субмолекулярных структур и активностей. В применении к нашему примеру это означало бы, что одной лишь ссылки на биологическую роль хлорофилла по отношению к организму и экологическому сообществу недостаточно, необходимо изучить также те функции, которые выполняют отдельные части молекулы. И если уж быть предельно последовательными, легко прийти к выводу, что в функционального рода связи вовлечена вся Вселенная, ибо только ее, видимо, и можно (?) считать по-настоящему изолированной, не подверженной влиянию извне. На практике, однако, в функциональное описание вовлекается куда менее обширная область пространства. Надо отметить, что биологи придерживаются различных мнений относительно полезности объяснений, составленных из длинных причинно-следственных цепочек или охватывающих многие уровни организации. Это зависит от целого ряда причин, подчас трудно классифицируемых, хотя имеются, видимо, и некоторые закономерности. Скажем, экспериментаторы обычно ограничиваются наиболее непосредственными связями временного и пространственного рода, не придавая особого значения всеобщей связи явлений. Теоретик же часто вынужден иметь дело с огромными по своим масштабам причинными и функциональными цепочками и полями. Такая широта особенно необходима в целях синтеза знания, придания ему статуса настоящих теорий.

Иногда полагают, что истинно научными являются лишь объяснения причинного типа. Именно они составляют на данном этапе основу объяснений физических и химических явлений. Привлечение же отношений функционального типа, по мнению некоторых исследователей, ведет к телеологии, витализму и прочим нематериалистическим воззрениям. В ответ на это можно сделать следующие замечания. Да, причинный подход и в самом деле остается основным даже для биолога. Причинное объяснение — это наша цель, под него мы стараемся подводить все другие типы описания. Но до тех пор, пока такой синтез не будет осуществлен, биолог будет вынужден пользоваться функциональными объяснениями. Надо отметить, что они отражают, в частности, объективно присущую иерархически организованным системам функциональную соподчиненность. Часто они лучше схватывают суть объясняемого, нежели традиционно каузальное описание.

В оправдание функционального объяснения Е. П. Никитин (1970) приводит такие два примера. На вопрос «почему колокола звонят на Пасху» ребенок бы ответил: «Потому, что их дергают за веревочку». Но это был бы весьма тривиальный ответ, причинное объяснение, которое вряд ли удовлетворило бы спрашивающего. Постороннему наблюдателю может

показаться, что часы ходят потому, что их периодически кто-то заводит. Это опять-таки причинное объяснение. Более глубокий ответ можно получить, изучая устройство часов, функции каждой детали с учетом функционального назначения всего механизма.

Несмотря на, казалось бы, весьма существенные различия между причинным и функциональным подходами к объяснению того или иного явления, их противопоставление неправомерно, оно может вести к грубому искажению картины реального мира ввиду игнорирования временной или пространственной составляющей. Более того, наша задача состоит в объединении обоих подходов, причем это — задача не только для методологов; ее решение, думается, самым непосредственным образом повлияет на развитие теоретической биологии, способствуя ее построению.

Ранее уже говорилось, что в концептуальном разбиении жизненных проявлений на два основных аспекта — функционирования и развития — имеется смысл. Можно говорить, с одной стороны, о функциональной биологии, с другой — о биологии индивидуального, ценотического (экологические сукцессии) и эволюционного развития как о двух наиболее крупных разделах науки о живом. Функциональную биологию интересуют в основном отношения в пространстве типа «часть—часть» и «часть—целое», в то время как биологию развития — главным образом генезис изучаемого явления, т. е. временная последовательность событий, приведших к его возникновению. Примечательно то, что эти разделы биологии пользуются разными типами объяснений: функциональная биология содержит так называемые функциональные объяснения, а биология развития — в основном генетические и причинные. Следовательно, когда мы говорим об объединении причинного и функционального подходов, то тем самым имеем в виду конечную цель — опирающийся на это объединение синтез частных теорий, сложившихся к сегодняшнему дню в этих двух наиболее крупных разделах биологии. Неудивительно поэтому, что некоторые методологи (Сетров, 1971; Сержантов, 1972) видят в объединении функционального и причинного описаний главную задачу теоретической биологии.

Чтобы как-то решить проблему синтеза, в первую очередь необходимо разобраться в том, что подразумевается под причиной явления. Наиболее широким определением данного термина является такое: причина - это совокупность всех условий, породивших некий эффект, называемый следствием (Налетов, 1975). В научных кругах бытует и иное, более узкое толкование причины. Так, считается, что приведенная выше дефиниция относится к полной причине, а конкретные области науки интересуют в основном специфические причины, т. е. те элементы полной, которые являются наиболее существенными факторами, породившими следствие. При этом остальные элементы полной причины низводятся до статуса средств или сопутствующих условий. Этот подход логически ведет к абстрагированию от одних условий и выделению в качестве причины других, а часто — всего одного условия.

В биологии, однако, концепция специфической причины встречает некоторые трудности. Абстракция, отвлечение от части условий, которым сопутствует следствие, оправданы лишь в том случае, если из всех условий можно выделить сравнительно автономное их подмножество, а это для биолога нелегко. Главным препятствием на пути применения понятия специфической причины в области биологии и медицины является системность, целостность их объекта изучения. Поэтому, хотя цель научных изысканий и состоит в поиске специфических причин, нашими действиями хотя бы на первых порах должна руководить мысль о плюрикаузальной природе жизненных явлений. Таким образом, биолог-теоретик должен исходить из наиболее широкого определения понятия причины как совокупности всех условий, необходимых для реализации следствия.

Дальнейшее развитие этой мысли можно найти у В. Г. Ерохина (1981), который считает, что истинной причиной большинства биологических событий являются не сами по себе условия, и тем более не какое-то одно из них, а скорее их взаимодействие. Все необходимые для возникновения следствия условия должны быть скоординированы в пространстве и во времени так, чтобы их взаимодействие осуществилось. С началом взаимодействия начинается и становление следствия. Отсюда следствие — это та действительность, которая

этим взаимодействием порождается. Обычно наступает момент, когда все условия совмещены, не хватает лишь какого-то одного из них. Реализация этого условия часто неверно принимается за причину явления, но ведь оно может ничем особенным не выделяться на фоне других. Скажем, причиной инфекционной болезни следует считать не микроб сам по себе, а скорее его взаимодействие с целым рядом других, в частности, внутренних по отношению к организму факторов.

Изменение представлений о причине с необходимостью должно вести к модификации используемых теоретиками подходов. Ерохин предлагает для биологов и медиков следующую этапность в поиске причин (Ерохин, 1981, с. 77):

- выделение взаимодействующих элементов и изучение их свойств;
- изучение условий их взаимодействия;
- соотнесение акта взаимодействия с его результатом;
- исследование микроструктуры и содержания (в том числе и в историческом аспекте) акта взаимодействия;
- рассмотрение места и функционального значения данного причинно-следственного отношения в системе целого.

К сожалению, автор далее не развивает эти идеи. Тем временем последующие этапы, ведущие к синтезу причинного и функционального типов объяснения, не кажутся логически непреодолимыми. Попытаемся пройти их сами. Для начала разберем какой-нибудь конкретный случай, скажем, тот же пример с фотосинтезом. Сперва, как рекомендует Ерохин, определим те условия, согласованное взаимодействие которых обеспечивает реализацию хлорофилла (субстанция) и фотосинтеза (функция). Одним из условий является целостность, исправность молекулы хлорофилла и согласованное взаимодействие функциональных группировок молекулы. Кроме хлорофилла в фотосинтез непосредственно вовлечены переносчики электронов и водорода, акцепторы углекислого газа и многие ферментные системы. В процессе работы эти вещества, как и сам хлорофилл, разрушаются. Их фонд пополняется за счет ресинтеза, в котором принимают участие биохимические предшественники и множество ферментных систем. Фотосинтезирующие клетки не только накапливают органику, в них функционируют механизмы транспорта готовой продукции в другие части растения, и без их участия накопившиеся конечные продукты синтеза ингибировали бы весь процесс. Углекислый газ для фотосинтеза поступает из воздуха, в клетки он попадает через устьица — весьма сложные структуры. В фотосинтез вовлекаются и транспортные ткани растения, подводящие к месту аккумуляции энергии воду и минеральные соединения. Особенно необходимы азот и магний, входящие в состав молекулы хлорофилла. Требуется также присутствие железа, фосфора, серы, меди, цинка и других элементов. Анализ можно продолжить, но в любом случае вывод будет следующим: в фотосинтезе принимают участие так или иначе буквально все ткани; фиксация солнечной энергии — это свойство целостного организма, а не молекулы хлорофилла или фотосинтезирующей клетки. Поэтому мы вправе теперь сформулировать поставленную задачу по-другому, а именно: какие условия необходимы для бесперебойной работы осуществляющих фотосинтез организмов? Внутренних условий мы уже коснулись, перейдем к внешним. Среди них можно выделить свет, причем его интенсивность должна быть достаточно высокой. Требуется и углекислый газ, в атмосферу он попадает главным образом из почвы в результате процессов разложения мертвой органики, осуществляемого микроорганизмами. Они высвобождают и делают доступными для растений не только CO₂, но и фосфор, азот, серу, калий, натрий, магний и другие биогены. Их присутствие необходимо для нормальной жизнедеятельности организмов-фотосинтетиков. Если бы разложение мертвой органики по каким-либо причинам прекратилось, в недалеком будущем это привело бы к истощению всех запасов CO₂ и биогенных элементов, а значит, и к гибели растений. Этот анализ непременно приведет нас к выводу, что, выражаясь фигурально, для сегодняшнего фотосинтеза требуется вчерашнее взаимодействие многих компонентов экосистемы. То есть фотосинтез при более внимательном изучении оказывается функцией,

материальным носителем которой является не молекула хлорофилла, как часто можно прочесть в популярной литературе, а скорее экологическое сообщество как целое.

В только что изложенном объяснении нетрудно заметить присутствие как пространственной составляющей, так и переменной времени. В него вовлечены не только самые непосредственные, но и достаточно удаленные в пространстве и во времени события, породившие объясняемое явление. Причем функциональный и ортодоксально-каузальный подходы здесь переплетены, они имеют примерно равный вес, более того — они взаимодополняют друг друга.

Попробуем разобраться в том, как было получено это объяснение. Сначала мы сделали „шаг назад“, т. е. обратились к прошлым событиям, предшественникам объясняемого, а затем рассмотрели последние в контексте пространственных зависимостей — это „шаг в сторону“. При первом из этих действий мы получили наиболее простое, генетическое объяснение, которое затем дополнили описанием функционального рода отношений. Причем по мере продвижения назад по временной оси каждый раз охватывали все более широкую область пространства. В частности, в этом объяснении говорится о разрушении хлорофилла в ходе функционирования) а это требует его ресинтеза. В случае прекращения ресинтеза аккумуляция солнечной энергии в течение некоторого времени, хотя и сравнительно короткого, еще продолжалась бы. Дальше речь шла о необходимости для фотосинтеза микроорганизмов. Однако ясно, что элиминация микроорганизмов из экосистемы сказалась бы на функционировании растений только спустя несколько месяцев или даже лет. Это событие-условие отделено от подлежащего объяснению следствия не только большим пространством, но и значительным интервалом времени.

Обобщим сказанное более строгим образом. «Шаг назад» — это выбор одного из предшествующих временных сечений (определение этого термина см. на с. 19). «Шаг в сторону» — это ссылка на характер отношений в пространстве, в которые вступают предшественники в каждом из временных сечений, т. е. это описание взаимодействия предшественников со своим окружением, а в случае структурно сложных предшественников, — также и их частей. Следовательно, причину биологических явлений предлагается искать в связях функционального типа, в которые вступают предшественники объясняемого объекта и их части в каждом из временных сечений. Можно выразиться и иначе, а именно: динамику живой системы можно получить путем проецирования ее предшествующего состояния в последующее, получаемое согласно правилам преобразования, в роли которых выступают законы функционирования биосистем. Под законами функционирования здесь подразумеваются некие организационные и вещественно-энергетические инварианты, свойственные биосистемам.

Понимаемую таким образом причину мы будем называть полной, а объяснение — условно полным причинным объяснением (Лекавичюс, 1984,1985).

Необходимо заметить, что по-настоящему полное объяснение на деле недостижимо, да оно вряд ли и необходимо. Истинно научное объяснение — это не хаотичное скопление фактов, касающихся предшествовавших данному следствию условий и их взаимодействия, а скорее то, что в этих фактах является наиболее существенным и инвариантным, т. е. законоподобным.

Может возникнуть некоторое несогласие по поводу примененного нами эпитета «причинный» по отношению к описанному выше типу объяснения. Конечно, его можно назвать и иначе, скажем, синтетическим. Мы не против такой замены. Однако назвав наше описание причинным, мы, думается, ненамного отошли от общепринятой точки зрения. Как уже говорилось, каузальным принято считать описание, содержащее сведения о ряде предшественников (1) и о наиболее непосредственных воздействиях внутреннего и внешнего характера, которые вызвали этот ряд преобразований (2). По сравнению с ним предлагаемое нами описание всего лишь более полное, так как содержит не только самые непосредственные, но и более отдаленные в пространственном отношении воздействия; при этом в поле зрения исследователя кроме предшественников попадает множество других

компонентов биосистем, находящихся во взаимной связи, но обычно игнорируемых при ортодоксально-причинном подходе. Так что основная схема каузального метода сохраняется, она лишь усложняется в результате требования включить в описание всю совокупность внутри- и межсистемных отношений.

Предлагаемый нами подход предусматривает обращение исследователя как к внешним, так и к внутренним по отношению к предшественнику условиям. Назовем внутренние условия, необходимые для реализации данного следствия, механизмом явления. Объяснение, содержащее лишь данные о механизме, будем называть объяснением через механизм. Случай, когда в расчет принимаются только внешние условия (назовем их ограничивающими), будем рассматривать как объяснение через ограничения. Разумеется, и то и другое объяснение представляет собой неотъемлемые стороны каждого условно полного причинного описания.

Необходимо иметь в виду относительный характер такого разграничения. Когда мы описываем процессы, происходящие на молекулярном уровне, то события на более высоких уровнях организации — клеточном, тканевом, организменном и надорганизменных — будут выступать в роли ограничивающих, но с переходом, скажем, на экосистемный уровень организации все имеющиеся отношение к объясняемому процессы, происходящие на более низких этажах иерархии, можно будет рассматривать как механизмы. Следует заметить также, что благодаря опусканию «вниз» по этажам иерархии описание обогащается деталями, в то время как, поднимаясь «вверх», мы схватываем биологический смысл происходящего. Кстати, на эту особенность всех организованных иерархических систем обратил внимание еще М. Месарович и соавт. (1973). В этой связи можно говорить о разных уровнях понимания.

К примеру, существует проблема видообразования и проблема видовой многообразия. Первая состоит в выявлении механизмов сегрегации видов, т. е. тех конкретных причин, которые ответственны за расчленение одного вида на два или несколько. Ею заняты эволюционисты. Вторая проблема решает вопрос, почему видообразование вообще происходит в противовес другой, казалось бы, вполне приемлемой альтернативе — доминированию в экосистеме всего одного вида с предельно широким набором активностей и наиболее продвинутыми качествами „борца за существование". В последнем случае речь идет об ограничивающих условиях, и знание механизмов тут не поможет. Этим вопросом интересуются главным образом экологи. Однако объективно это одно и то же явление, и, изучив его механизмы и ограничивающие условия, можно будет получить наиболее полное, целостное представление о происходящем. Эволюционист и эколог в конечном итоге приходят к разным уровням понимания одного и того же явления.

То обстоятельство, что, поднимаясь «вверх», мы теряем детали, хотя сама суть остается, указывает на наиболее рациональный путь к общебиологическому синтезу, а именно -- он должен идти через построение обобщенных экологических и эволюционно-экологических моделей, после чего станет возможным их детализация путем опускания «вниз» к молекулярному и субмолекулярному уровням. Это одновременно и наиболее простой путь, ибо, как явствует из вышеизложенного, количество «причин» какого-либо биологического явления должно увеличиваться с переходом на более низкий структурный уровень.

Например, объяснение феномена старения и смерти организмов можно получить, сославшись на определенные экологические механизмы, но можно оттолкнуться и от данных физиологии, цитологии и генетики. Неудивительно поэтому, что в настоящее время существуют десятки гипотез относительно механизмов этого феномена. Не исключено, что все они окажутся истинными, ибо претендуют всего-навсего на разные уровни понимания. Как бы то ни было, ясно одно: экологические объяснения феномена старения и смерти будут проще молекулярно-биологических, так как последние будут изобиловать деталями, отсутствующими в объяснениях экологического типа.

Успешному применению концепции полного причинного объяснения препятствует одно немаловажное обстоятельство. В ней предусмотрено понимание сегодняшних событий на

основе знания вчерашних взаимодействий. Но как быть, если речь идет о понимании далеких эволюционных событий? Ведь обычно мы располагаем очень скудной информацией о характере функциональных отношений, в которые вступали тогдашние объекты. Добыть такого рода сведения весьма трудно, если не невозможно. Есть, видимо, выход из этой ситуации, состоящий в следующем: необходимо изучить законы функционирования теперешних систем и, допустив, что подобного типа ограничивающие условия и механизмы имели место также и в момент существования давних предшественников, включить их в состав объяснения всех событий, уместяющихся в данном временном интервале. Этот прием имеет много общего с давно известным в науке принципом актуализма, согласно которому путь к познанию прошлых событий лежит через изучение теперешних. Первоначально он был сформулирован английским геологом Ч. Лайелем, впоследствии им пользовался, в частности, и Ч. Дарвин. В нашей формулировке этот принцип просто более детализирован.

Необходимо отметить, что данный прием может быть оправдан настолько, насколько инвариантными во времени являются используемые в объяснении законы функционирования. Например, понятие борьбы за существование, выдвинутое Дарвином, может неплохо объяснить биологическую эволюцию, но его распространение как на более ранние (химическая эволюция), так и на более поздние (развитие человеческой цивилизации) события чревато ошибочными выводами. Так что обращаться с принципом актуализма следует осторожно. По всей видимости, модели, использующие этот принцип, способны объяснить и прогнозировать лишь общие тенденции в динамике развивающихся систем. Между степенью инвариантности законов и их «разрешающей способностью», видимо, существует обратная зависимость. И все же из-за отсутствия альтернативного пути биолог-теоретик вынужден в своей работе пользоваться принципом актуализма.

Как уже было отмечено, среди методологов (Сетров, 1971; Сержантов, 1972) бытует мнение, что синтез функционального и причинного подходов к объяснению явлений жизни может стать важнейшей предпосылкой для успешного синтеза двух крупнейших разделов науки о живом: биологии индивидуального, биоценотического и эволюционного развития и функциональной биологии. По сути имеется в виду создание на этой основе общебиологической теории, содержащей как законы развития биосистем, так и принципы их функционирования. Согласно предлагаемой нами концепции условно полного причинного объяснения, законы развития могут быть выведены из законов функционирования, полученных в ходе изучения существующих в настоящее время объектов. Иными словами, создание теоретической биологии следует начинать с конструирования теории организации и функционирования биосистем, после чего станет возможным использовать эту теорию в целях объяснения и предсказания процессов развития. Как будет показано ниже, при построении своей эволюционной доктрины Ч. Дарвин пользовался аналогичной методологией, хотя она им так и не была выявлена в достаточно явном виде.

ВЫВОДЫ

1. Среди всевозможных подходов к построению теоретической биологии мы склонны выделить в качестве наиболее перспективного тот, согласно которому первым этапом на этом пути должен быть критический пересмотр методологических основ биологии как науки. Главное, что требуется от будущей методологии, — это снятие кажущейся сложности явлений живой природы. Сложность всегда относительна, это — мера соответствия методов науки объекту изучения.
2. Наряду с индуктивным методом целесообразно использование гипотетико-дедуктивных схем, одно из главных достоинств которых состоит в вовлечении в поле зрения не только реально существующих, но и теоретически мыслимых событий, в результате чего объяснение происходящего получается более глубоким. Однако в ходе работы над общебиологическими теориями необходимо сочетать оба указанных подхода.
3. К сегодняшнему дню сохраняются многочисленные и подчас весьма значительные

противоречия во взглядах разных авторов на те или иные биологические явления. Это могут быть мнимые, или семантического рода, противоречия, противоречия как результат применения неполной индукции, и диалектические, или объективные. В последнем случае возникает весьма трудная, но посильная задача снятия противоречия путем построения моделей, учитывающих обе противоположности.

4. В целях анализа имеет смысл различать функционирование и развитие биологических систем. Функционирование в свою очередь содержит в себе субстанциальный и организационный аспекты, а также аспект физической природы функционирования. Единой общебиологической теорией предлагается называть концепцию, объясняющую как функционирование, так и развитие биосистем с учетом особенностей всех структурных уровней, начиная с молекулярного и кончая биоценотическим.

5. Чтобы расширить область применения теории информации в биологии, предлагается перенести акценте количественной оценки структурного разнообразия на оценку степени ограничения неопределенности поведения элементов живых систем. При таком подходе количество информации может быть измерено лишь путем наблюдения за поведением элементов.

6. Кибернетика и общая теория систем, проникающие сейчас в биологию, способны выработать у биолога полицентрическое мышление, что само по себе является важнейшей предпосылкой построения хороших общебиологических теорий. Тем не менее подход с позиций кибернетики и, особенно, теории систем к настоящему времени используется недостаточно. По-видимому, уже сегодня эти науки могут содействовать созданию теории функционирования биосистем.

7. Термодинамический (биоэнергетический) подход касается физической природы функционирования, поэтому он тоже необходим при конструировании общебиологических концепций. Кроме термодинамических, однако, существуют и более специфические ограничения, накладываемые на поведение живых структур. Поэтому хотя и ясно, чего нельзя ожидать в природе ни при каких обстоятельствах, предлагаемые физиками рамки возможного все-таки слишком широки, чтобы служить объяснением для конкретных жизненных явлений.

8. Объединение положений, присутствующих в функциональной биологии и биологии развития, в единую теоретическую схему требует предварительного синтеза двух основных типов объяснения — функционального и причинного. Одно из возможных решений этой проблемы состоит во включении в состав эксплананса обычного причинного описания законов функционирования биосистем. Согласно такому подходу, динамику живой системы во времени можно получить путем проецирования ее предшествующих состояний в последующие, получаемые согласно правилам преобразования, в роли которых выступают законы функционирования.

9. Создание единой общебиологической теории целесообразно начинать с конструирования концепций, касающихся организации и функционирования, после чего станет возможным использовать эти концепции для построения теории индивидуального, биоценотического и эволюционного развития.

Лежявичюс Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс, «Мокслас», 1986. - 273 с.

ГЛАВА 2. ДАРВИНИЗМ КАК ОБЩЕБИОЛОГИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ

2.1. Логическая структура дарвинизма

В «Происхождении видов» Ч. Дарвин (1939) не дает строгой формулировки тех положений, которые легли в основу концепции естественного отбора. Ввиду этого в теории естественного отбора наметилась некоторая неоднозначность. Неудивительно поэтому, что разные исследователи подчас выделяют в качестве главных положений дарвинизма разные выдержки из этого труда. И все же, как нам кажется, большинство современных эволюционистов приходят к выводу, что суть дарвиновской точки зрения на механизмы эволюции сводится к принципам борьбы за существование, неопределенной изменчивости и

наследования. Попробуем восстановить ход рассуждений Дарвина, используя при этом несколько более строгий подход. (Следует отметить еще раз, что общепринятой единой трактовки теории естественного отбора вовсе не существует, на что обращали внимание многие методологи и эволюционисты, так что и наша точка зрения является лишь частным мнением.)

Итак, в качестве главных выделим следующие постулаты дарвинизма.

1. Количество имеющихся в наличии и пригодных для организмов ресурсов ограничено (принцип ограниченности ресурсов).
2. Организмы проявляют потенцию к неограниченному размножению (принцип неограниченного роста). Из этих постулатов следует, что указанная потенция никогда не реализуется полностью ввиду ограниченности ресурсов. В каждом поколении продуцируется значительный избыток потомков, что должно вести к борьбе за существование, и выжить в ней суждено лишь немногим. Борьбу надо понимать как внутри- и межвидовую конкуренцию за пищу и другие ресурсы, отношения типа «хищник—жертва», «паразит—хозяин», а также как сопротивляемость неблагоприятным физико-химическим факторам (концепция борьбы за существование).
3. В природных популяциях наблюдается неопределенного рода изменчивость по способности особей к борьбе за существование, причем вариации возникают непрерывно в каждой генерации (принцип неопределенной изменчивости).
4. Влияющие на способность родителей к борьбе за существование признаки наследуются их потомками (принцип наследования).

Все четыре положения в сумме дают следующую картину. Имеется тенденция остаться в живых и дать потомство тем особям (Дарвин их называл наиболее приспособленными), которые обладают повышенной по сравнению со своими сородичами сопротивляемостью неблагоприятным воздействиям со стороны конкурентов, хищников, паразитов, ресурсов и физической среды. Эти благоприятные для выживания, адаптивные признаки особи передают своим потомкам, которые в свою очередь вступают в новые акты изменчивости, борьбы и отбора. Так осуществляется филетическая эволюция, понимаемая как повышение степени приспособленности видов. В этом и состоит сущность концепции естественного отбора, предложенной Дарвином.

Легко заметить, что первые два постулата — это по сути законы чисто экологического характера. Дарвин сводит все экологические отношения внутри и между видами к борьбе за существование, т. е. полагает, что эти отношения носят негативный, взаимоподавляющий характер. Что же касается суборганизменных отношений типа «часть—часть» и «часть—целое», то он считает, видимо, само собой разумеющимся, что понятие борьбы к ним неприменимо, поскольку органы и ткани вовлечены исключительно в связи кооперативного, взаимодополняющего характера. Отсюда становится ясно, почему дарвинизмом не предусматривается существование признаков, вредных для особи, но полезных для вида и (или) экологического сообщества в целом: возникать и сохраняться на протяжении ряда поколений могут только полезные для отдельных особей свойства, причем чем они полезнее для данной особи, тем в большей степени они же увеличивают вероятность вытеснения других особей.

Таким образом, согласно Дарвину, на надорганизменных структурных уровнях доминируют негативные, а на более низких этажах иерархии — позитивные отношения типа «часть — часть» и «часть-целое». Это дает основание считать его не только автором теории эволюции, но и создателем первой научной доктрины организации биосистем. А его понятие о борьбе за существование есть не что иное как первая общеэкологическая теория, в которой речь идет о характере пространственного (а не временного) рода связей между особями одного и того же и разных видов, а также между ними и окружающей физико-химической средой. На наш взгляд, этот аспект дарвинизма до сих пор не был выявлен достаточно явным образом (Лежачичус, 1984).

Приняв за исходное положение о борьбе за существование, Дарвин на этом не

останавливается, а выводит законы развития органического мира из принципов функционирования. Чтобы модель эволюции сработала, он вводит принципы изменчивости и наследования; остальное должна сделать «борьба». Как раз в ходе борьбы за существование и решается, какой из вновь появившихся признаков будет элиминирован, а какой получит распространение. Наиболее вероятное направление развития — в сторону все большей устойчивости к воздействию неблагоприятных условий физической среды, большей сопротивляемости конкурентам, хищникам, паразитам и болезнетворным микроорганизмам и большей способности к использованию пищевых ресурсов.

Это дает определенное основание заключить, что концепция естественного отбора по существу представляет собой единую общебиологическую теорию, совмещающую в себе принципы функционирования с законами развития биосистем (см. разд. 1.3).

Легко заметить и то, что в ней присутствуют оба типа объяснения — функциональные и причинные; они вводятся как взаимодополняющие друг друга части единого описания (см. разд. 1.6). Принципы функционирования у Дарвина выступают в качестве составной части эксплананса в объяснениях эволюционного процесса. Здесь он вынужден был руководствоваться также принципом актуализма, т. е. превратить свои принципы в законы, отражающие инвариантные во времени (по крайней мере, если речь идет о промежутке между появлением на Земле живых существ и теперешней эпохой) черты. В связи с этим можно прийти к выводу, что объединение обоих типов объяснения в одно было осуществлено еще Дарвином. Это и впрямь так, но, пожалуй, с одной лишь оговоркой: сама методология синтеза автором четко не выделена, она как бы завуалирована; неясно даже, отдавал ли он себе отчет в том, какими типами объяснения пользовался. Такое положение дел не должно нас удивлять — ведь в то время методологией биологических исследований мало кто интересовался. Сейчас, по прошествии почти 130 лет с момента опубликования «Происхождения видов», ту же работу мы должны проделать более строгим образом. То, что базировалось лишь на интуиции исследователя, пусть и гениального, необходимо перенести в сферу осознанного, логически доказуемого (Лежачий, 1984).

Таким образом, Дарвин был весьма близок к полному причинному объяснению, как оно понимается в настоящей книге (см. с. 39). Более того, в методологическом отношении весь опыт, приобретенный дарвинизмом, следует признать крайне перспективным и в настоящее время. Особенно ценным является прием, заключающийся в выведении законов развития из принципов функционирования.

2.2. Синтетическая теория эволюции (СТЭ)

Теория Дарвина упорядочила и объяснила огромное множество эмпирических данных, собранных многими поколениями биологов. Кроме того, она стимулировала появление новых биологических дисциплин, которые, в свою очередь, обогатили теорию естественного отбора новым эмпирическим материалом и свежими теоретическими представлениями. При этом дарвинизм служил в качестве своеобразного каркаса, соединяющего только что полученные знания в единую, стройную систему. Однако бурное развитие биологии как науки, вызванное появлением эволюционного учения, не могло не отразиться на системе постулатов этого учения, что и не заставило себя ждать.

Особенно сильно на дарвинизм повлияло появление в начале XX в. генетики. Однако настоящий синтез этих дисциплин начался лишь с 1926 г., когда появилась знаменитая статья С. С. Четверикова «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926). Ученый привлек внимание к роли мутаций, рекомбинаций, естественного отбора, изоляции и генотипической среды в процессе эволюции и тем самым заложил основы популяционной генетики. Он показал, что в природных популяциях дрозофилы имеется огромный резерв генетической изменчивости. Эти работы получили дальнейшее развитие в трудах Н. П. Дубинина, Н. В. Тимофеева-Ресовского, Р. Фишера, С. Райта, Дж. Холдейна, Ф. Г. Добжанского, Э. Майра, Дж. Хаксли, Дж. Симпсона и др. Ядром новой теории эволюции, именуемой синтетической (СТЭ), стала популяционная

генетика. С самого начала представители нового направления стремились к предельно строгим формулировкам, в результате популяционная генетика довольно скоро получила статус математической теории. Этому в первую очередь способствовали Г. Харди, В. Вейнберг, Дж. Холдейн, Р. Фишер и С. Райт.

Еще в 1908 г. Г. Харди и В. Вейнберг, математически анализируя последствия свободного скрещивания в больших популяциях, пришли к выводу, что при отсутствии давления мутаций, миграций и отбора из поколения в поколение генотипический состав популяции не должен меняться. Причем это справедливо вне зависимости от того, сколько аллелей одного гена присутствует в популяции. Этот закон математически легко доказать посредством правил сложения и умножения вероятностей.

Однако гены постоянно мутируют, превращаясь в мутантные аллели, благодаря чему ни один из аллелей не может достичь стопроцентного присутствия. Частота мутирования обычно крайне низка, поэтому для полного замещения одного аллеля другим, мутантным, требуется огромное число поколений, тем более что возможны и обратные мутации.

Еще одним фактором изменчивости является миграция, или поток генов. Его влияние тем больше, чем больше число и генетическое разнообразие иммигрантов.

Если мутации и иммигранты создают в популяции изменчивость, то естественный отбор сортирует вновь появившиеся варианты. Причем сортируются главным образом аллельные гены. Дело в том, что неаллельные гены в генотипе особи взаимосвязаны, поскольку жизнеспособный индивид может получиться, только если имеется строго определенный набор генов, генотип. В отличие от них аллельных генов у диплоидной особи всего два, хотя в популяции их число может быть сколь угодно большим; кроме того, и это особенно важно, имеется постоянный избыток аллельных генов, они вынуждены конкурировать между собой за представительство в генофонде последующих поколений. Остаются и мультиплицируются те из них, которые сообщают своим особям-носителям лучшие репродуктивные качества. Такие аллели, согласно определению, имеют наивысшую селективную ценность) или приспособленность. Их частота из поколения в поколение растет, в то время как частота остальных снижается.

Таким образом, в популяционной генетике эволюция рассматривается главным образом как процесс изменения генных частот.

Увеличение частоты лучше приспособленных генотипов должно, естественно, вести к увеличению средней приспособленности популяции как целого. Причем, как было показано Р. Фишером, скорость увеличения средней приспособленности тем выше, чем больше генетическое разнообразие популяции, т. е. чем больше количество разных аллелей и чем более равными являются их частоты. Это положение носит название фундаментальной теоремы естественного отбора Фишера.

При построении первых математических моделей микроэволюционных процессов исследователи исходили из крайне упрощенной картины; они рассматривали адаптивную ценность генов как нечто постоянное, раз и навсегда данное. Однако, как стало известно, вклад гена в приспособленность особи зависит от генетического фона, т. е. от других генов генотипа. Эта мысль была сформулирована еще С. С. Четвериковым, она блестяще подтвердилась более поздними наблюдениями генетиков.

В теоретическом плане данная мысль воплотилась в концепции адаптивного ландшафта, выдвинутой С. Райтом в 1931 г. В целях количественной оценки эффектов взаимодействия генов он использовал метод многомерного пространства, где каждая ось отражала частоту одного из генов, а для средней приспособленности популяции предназначалась отдельная ось. Поскольку средняя приспособленность есть математическая функция от частоты каждого гена, считал С. Райт, в результате должен получиться довольно разнообразный многомерный «ландшафт», вершины которого соответствуют наибольшей, а ложбины — наименьшей приспособленности. Цель отбора — поднять популяцию на самую высокую точку ландшафта. Само собой разумеется, что не все теоретически мыслимые адаптивные вершины могут быть заняты в реальной ситуации, поскольку число комбинаций аллелей во

много раз превышает реальное число особей в популяциях.

В ходе моделирования генных замещений было замечено, что эффективность отбора уменьшается со снижением численности особей в популяции; при этом все в большей степени проявляются чисто случайные, ненаправленные эффекты. Они получили название генетического дрейфа (С. Райт), или генетико-автоматического процесса (Н. П. Дубинин, Д. Д. Ромашов). Суть его заключается в следующем. Как предсказывает закон Харди—Вейнберга, частоты аллелей не должны меняться из поколения в поколение при отсутствии отбора, миграций и мутаций. Однако этот закон носит статистический характер: величина стандартной ошибки, как известно, зависит от числа событий, и чем оно меньше, тем вариабельность больше. Например, если популяция состоит из 50 особей, и частоты обоих аллелей равны 0,5, то в следующем поколении эта частота составит $0,5 \pm 0,05$. Нетрудно убедиться, что при таких больших колебаниях популяция в конце концов придет к одной из двух лишенных колебаний, т. е. полностью стабильных, точек, в которых частота одного аллеля равна нулю, а другого — единице. Который из двух аллелей останется — это опять-таки дело слепого случая. Если в популяции присутствуют 50000 особей, то стандартная ошибка уменьшается до 0,0005, т. е. в 100 раз (Дубинин, Глембоцкий, 1967, с. 46). Отсюда следует, что отличающиеся от бесконечно больших популяции достигают истинной стабильности частот лишь в случае полного гомоаллелизма. Это означает также, что в небольших популяциях генетическая гетерогенность должна быть ниже по сравнению с таковой в больших. Этот вывод подтверждается наблюдениями.

Надо иметь в виду, что аналогичные, столь же случайные события определяют судьбу редких аллелей. В этом случае дрейф проявляется вне зависимости от численности популяции. Вернемся к исходным постулатам теории Дарвина (см. с. 45) и попробуем выявить, насколько они были видоизменены представителями СТЭ. (Здесь СТЭ понимается в наиболее узком смысле, а именно как генетическая теория эволюции, ядро которой составляет популяционная генетика.)

Генетика внесла ясность в понимание механизмов наследования и изменчивости и тем самым существенно обогатила содержание третьего и четвертого (если придерживаться приведенной выше последовательности) постулатов дарвинизма. В частности, было показано:

что приобретенные в ходе индивидуальной жизни признаки не наследуются;

что при скрещивании признаки родителей обычно не смешиваются наподобие красок, причем это в еще большей степени справедливо для кодирующих эти признаки генов, которые сами редко изменяются, и лишь перетасовываются в ходе полового размножения;

что гены изредка могут изменяться благодаря спонтанным мутациям, которые носят случайный, ненаправленный характер;

что хромосомные aberrации могут изменить общее число аллельных и неаллельных генов, входящих в состав генотипа, а также местоположение генов;

что половой процесс (рекомбинации) является источником изменчивости, причем кроссинговер перетасовывает гены в пределах групп сцепления, редукционное деление мейоза — сами группы сцепления, а в акте оплодотворения объединяются целые геномы;

что в ходе полового процесса генные частоты не изменяются, зато из отдельных частей создаются высокоадаптивные генотипы, образование которых практически невозможно посредством одного лишь мутагенеза;

что важным источником изменчивости при определенных обстоятельствах могут быть дрейф генов и миграция.

Что же касается первых двух постулатов (принципов ограниченности ресурсов и неограниченного роста), которые Дарвин рассматривал как условия, ведущие к борьбе за существование, то в наше время им больше внимания уделяют экологи, нежели эволюционисты (Завадский, Галл, 1980; Северцов, 1984). Это объясняется скорее всего тем, что с чисто генетических позиций допустима замена понятия «популяции» на «генофонд», «организм» — на «генотип» и «признак» — на «ген». Это казалось тем более оправдано, что,

как было неоднократно доказано, информация «течет» только в одном направлении: от генов — к признакам, от ДНК — к белкам и другим внутриклеточным структурам. В такой ситуации трудно ожидать дальнейшего развития эволюционистами идеи о борьбе за существование. Не должно удивлять и то, что в известной мере эта концепция стала достоянием историков науки.

В СТЭ идея естественного отбора, как и у Дарвина, занимает главные позиции. Однако в новом варианте эволюционной теории эта концепция принимает совершенно иной вид. В учении Дарвина отбор обусловлен избытком потомков и сопротивлением биотической и абиотической среды, т. е. борьбой за существование, в то время как в СТЭ соревнуются между собой не особи, а имеющиеся в избытке аллели. Остаются и мультиплицируются те из них, которые сообщают своим носителям лучшие репродуктивные качества. Поэтому, если в исходном учении эволюция выступает как непрерывное усовершенствование способов добывания пищи и избегания врагов, а также рост конкурентоспособности и сопротивляемости неблагоприятным физическим условиям, то в математической популяционной генетике эволюция превращается в процесс изменения генных частот и связанное с ним повышение репродуктивных качеств. Так что в экологическом плане дарвиновская теория впоследствии была заметно обеднена. Такая ревизия дарвинизма вряд ли оправдывает себя, ибо приводит нас к тавтологии. Какие организмы (генотипы) выживут и оставят больше потомков? - Те, что более приспособлены. А какие качества определяют приспособленность? - Те, которые ответственны за выживание и успешную репродукцию. У Дарвина же приспособленность была мерилем сопротивляемости организма неблагоприятным условиям среды, его конкурентоспособности, мерой соответствия биологических качеств организма окружающим его конкретным условиям среды. Как метко заметил Р. Левонтин, отказавшись от «борьбы за существование», мы тем самым рискуем «выплеснуть вместе с грязной водой и ребенка» (Levontin, 1978). Дело в том, что понятие «борьбы» указывает на ограничивающие условия, от которых зависит направление эволюции видов.

Таким образом, математическая популяционная генетика отказалась от дарвиновской идеи борьбы за существование, но взамен не предложила никакой столь же продуманной экологической доктрины. В результате она потеряла значительную долю той эвристической силы, которая была присуща изначальному варианту. Экологические аспекты были принесены в жертву генетическим, что придало теории строгость и элегантность, но лишило ее главного — способности выступать в качестве объясняющего и предсказывающего средства.

В этой связи можно упомянуть высказывания Р. Левонтина и И. И. Шмальгаузена. Так, Левонтин (1978, с. 194) свою точку зрения красноречиво изложил следующими словами: «В течение многих лет популяционная генетика была необычайно обширной и мощной теорией, лишенной в буквальном смысле слова фактов, которыми она могла бы оперировать. Ее можно сравнить со сложной и превосходной машиной, предназначенной для переработки сырья, которое никому не удастся добыть... Совершенно неожиданно ситуация изменилась. Было обнаружено крупное месторождение, и в бункеры теории-машины в изобилии посыпались факты. Но на выходе не появилось... ничего! И не потому, что машина не работает; слышен отчетливый (чуть не оглушительный) шум шестерней, но огромная масса загруженного в машину сырья почему-то не превращается в готовый продукт. Очевидно, необходимо тщательно пересмотреть соотношение между теорией и фактами».

Еще более определенным было мнение И. И. Шмальгаузена (1969, с. 166): «Таким образом, после 100 лет непрерывной борьбы за дарвинизм, после колоссальных успехов в развитии биологии, после расцвета двух новых биологических дисциплин, разрабатывающих вопросы о факторах эволюции, — экологии и генетики, после глубочайшей разработки генетической теории естественного отбора и многочисленных полевых и экспериментальных исследований популяционной генетики мы неизбежно возвращаемся к первоначальным формулировкам Дарвина».

2.3. Уроки прошлого

Цель настоящей монографии, как уже указывалось, состоит в составлении наброска общебиологической теории адаптации, в которой нашлось бы место для закономерностей, характерных для процесса как негенетической, так и генетической адаптации. Ни одна столь большая по объему теория, естественно, не может быть построена на голом месте. Тут необходим охват, с одной стороны, эмпирически богатого материала, а с другой — изобретательность в выборе гипотетико-дедуктивных схем. При этом мы должны полагаться на методологические уроки прошлых лет, ибо в науке довольно часто создавались и, видимо, будут создаваться ситуации, когда новое и в самом деле представляет собой всего лишь позабытое старое. Думается, и дарвинизм таит в себе массу полностью не выявленных и, тем более, не использованных подходов.

Ранее уже высказывалась мысль, что динамику живой системы можно получить путем проецирования ее предшествующего состояния в последующее, получаемое согласно правилам преобразования, в роли которых выступают законы функционирования биосистем. В этом и состоит суть предложенной нами концепции полного причинного объяснения. К ней мы пришли более или менее самостоятельно, и лишь после того, как она уже была сформулирована, обнаружили, что очень близкие по содержанию идеи высказывались В. Г. Ерохиным (1981). Еще более неожиданным явилось то, что в принципе такими же методологическими приемами пользовался еще Ч. Дарвин при построении своей системы взглядов. Правда, о них он нигде не говорит. Это убедило нас в правильности нашего подхода.

К сожалению, почерпнутый Дарвином опыт позже был отчасти забыт, о чем говорит хотя бы история развития синтетической теории эволюции. И эти методологические по своей природе просчеты незамедлительно сказались на судьбе эволюционной биологии: она стала строже, стройнее, но вместе с тем и куда менее пригодной для объяснения и прогнозов. Таким образом, можно сказать, что она лишилась наиболее важной из своих функций. Итак, опыт дарвинизма в области методологии следует признать более успешным по сравнению с СТЭ. Последняя пошла на крайнюю редукцию реальной картины, на игнорирование взаимосвязи пространственного (функционального) и временного (причинного) аспектов, и этим обрекла себя на теоретическое бесплодие. Поэтому сейчас, думается, надо вернуться в прошлое, к дарвинизму, и начинать все сначала, приняв на вооружение изначальный подход.

Мы не пытаемся приуменьшить научное значение данных, полученных генетиками. Их вклад в познание механизмов наследования и изменчивости огромен. Однако процесс эволюции настолько внутренне богат, что даже в соединении с дарвиновским понятием о „борьбе" и отборе принципы наследования и изменчивости не могут, видимо, описать его в наиболее важных чертах.

Однако отмеченное здесь ни в коем случае нельзя истолковывать как полное согласие автора с конкретными положениями дарвиновской доктрины естественного отбора. Хотя эта доктрина и является передовой в методологическом плане, в конкретно-содержательном отношении ее положения требуют строжайшей проверки. Видимо, дарвинизм не лишен недостатков, и вполне возможно, что это касается самой сердцевины его, т. е. системы исходных принципов. Ясно, что в случае модификации постулатов с необходимостью, на какую только и способна дедукция, будут меняться и наши представления относительно причин конкретных эволюционных событий.

Дарвин полагал, что на надорганизменных уровнях доминируют негативные отношения, а на суборганизменных — позитивные. Так ли это на самом деле? Истинна ли теория организации биосистем, построенная дарвинистами? Если нет, то каким образом можно дополнить систему исходных принципов, чтобы они более адекватно описывали действительность? Этим вопросам будет посвящены следующие две главы.

ВЫВОДЫ

1. Изучение логической структуры теории естественного отбора позволяет сделать вывод, согласно которому Дарвина можно считать создателем первой научной теории организации биосистем. Он считал, в частности, что на надорганизменных уровнях доминируют негативные отношения типа конкуренции и борьбы за существование, а на более низких этажах иерархии — позитивные, кооперативного рода связи.
2. Дарвин вывел законы развития из принципов организации биосистем, пользуясь при этом также принципами изменчивости и наследования. В результате теория естественного отбора приобрела ранг единой общебиологической теории, в которой органически соединены между собой причинный и функциональный подходы к объяснению.
3. Генетическая теория эволюции, именуемая синтетической, эмпирически доказала и существенно обогатила дарвиновские принципы наследования и изменчивости, но вместе с тем почти полностью проигнорировала дарвиновские положения, касающиеся инвариантных черт в отношениях типа «часть—часть» и «часть—целое». В результате она потеряла значительную долю эвристической силы, характерной для изначального варианта.
4. Опыт дарвинизма в методологическом плане следует признать более перспективным в деле построения общебиологических теорий, нежели практику СТЭ. Что же касается конкретно-содержательной стороны дарвинизма, то тут картина менее ясна. Строжайшей проверки ждет положение о доминировании негативного рода отношений между особями и видами, и позитивного — между молекулами, клетками и тканями внутри организма. Модификация этой схемы должна с необходимостью, на которую только и способна дедукция, вести к изменению наших представлений о механизмах эволюции.

Лежявичюс Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс, «Мокслас», 1986. - 273 с.

ГЛАВА 3. СОРЕВНОВАНИЕ ИЛИ ЗАВИСИМОСТЬ?

3.1. Основные понятия

Предыдущий материал свидетельствует, что решение многих общебиологических проблем желательно начать с выявления принципов функционирования. Эти принципы затем могут быть использованы для объяснения процессов развития. Поскольку в построенной таким способом доктрине неизбежно будут присутствовать элементы дедукции, ясно, что, меняя соответствующим образом систему исходных постулатов, касающихся характера функциональных отношений, можно получить сколь угодно большое количество различных картин индивидуального, биоценотического и эволюционного развития. Мы убедились и в том, что этот методологический прием не является в корне новым, придуманным лишь в последние годы. Оказывается, им пользовался еще Дарвин при конструировании своей теории естественного отбора. Он начал с положений, касающихся характера взаимоотношений между организмами, а также ими и косной средой, после чего перешел к формулировке положений, касающихся изменчивости и наследования.

В дарвиновском понимании на надорганизменных уровнях доминирует «борьба», соревнование особей того же и разных видов, в то время как между частями организма наблюдаются отношения исключительно кооперативного типа. Как мы убедились, эти положения с необходимостью приводят к выводу, что сколь-нибудь длительное существование и тем более постоянное закрепление вредного для особи признака невозможно. И наоборот, повышающий приспособленность особи признак полезен ей ровно настолько, насколько он же снижает шансы на выживание и репродукцию других особей той же популяции, не обладающих столь полезным свойством

Спрашивается, действительно ли организмы вовлечены в постоянную борьбу за существование, непрекращающееся соревнование, в ходе которого побеждают наиболее приспособленные, вытеснив все остальные? Нет ли иных, кроме взаимозависимого типа, отношений между частями организма? И вообще, может ли сегодняшняя биология, имея в виду те огромные успехи, которых она достигла во всех областях за годы, прошедшие со дня появления «Происхождения видов», чем-нибудь дополнить концепцию организации и функционирования биологических систем, созданную Дарвином? Естественно, что в случае

модификации данной концепции с необходимостью, на которую только и способна истинная гипотетико-дедуктивная теория, будут видоизменяться и наши представления о механизмах эволюции.

Итак, мы, теперешние биологи, обязаны пройти весь путь, пройденный Дарвином, с начала и до конца, с той лишь разницей, что у нас за плечами несколько больше опыта и знаний.

Объектом нашего внимания будет характер отношений типа «часть - часть» и «часть - целое» на всех структурных уровнях живого, т. е. постараемся пересмотреть дарвиновскую теорию организации и функционирования на фоне новейших представлений. Конечно же, эти представления будут касаться существующих в настоящее время объектов. Дарвиновское понятие о борьбе за существование также строилось на основе наблюдений за живущими в то время организмами. Иного, более рационального пути, исключающего необходимость актуалистического подхода, пока не видно.

Прежде чем приступить к непосредственному решению только что очерченной задачи, необходимо определить некоторые наиболее важные термины.

Конкуренцией будем называть такие отношения между компонентами биосистемы, при которых их потребности в субстрате, энергии и (или) других ресурсах перекрываются и к тому же эти ресурсы находятся в дефиците, а элементы, соответственно, — в избытке.

Верным признаком наличия конкуренции является падение вероятности выживания и темпов мультипликации компонентов с возрастанием их численности. И наоборот, изъятие или гибель части элементов системы сказывается, как правило, положительно на выживании и мультипликации оставшихся.

В случае, когда одни элементы системы не могут существовать сколько-нибудь длительное время вне связи с другими частями той же системы, можно говорить о кооперации, взаимозависимости. В противоположность конкурентным отношениям при кооперации возрастание разнообразия и численности элементов в системе должно благоприятствовать их выживанию и мультипликации. Зависимость подразумевает, как правило, функциональную специализацию компонентов.

Выделим промежуточную форму взаимодействия — комплиментацию, или взаимодополнение. Это такие отношения между компонентами, когда они могут существовать и в изолированном виде, но, находясь совместно, достигают большей биомассы или численности благодаря более эффективному использованию ресурсов. При этой форме связи потребности компонентов в ресурсах могут частично перекрываться (значит, конкуренция присутствует), но то, что с успехом делает один, другой выполняет с трудом (поэтому они и дополняют друг друга).

Наконец, возможна ситуация, когда один вид или особь зависит в своем функционировании от наличия другого вида или особи, и этот второй член пары индифферентен к присутствию первого. Такую форму связи называют комменсализмом. Часто, но не всегда, один организм-комменсал пользуется ресурсами, которые для другого члена пары являются отходами его деятельности.

3.2. Концепция экосистемы

В 1883 г. С. Форбс высказал мысль, что «группа или сообщество животных подобны организму». Тридцатью годами позже Ч. Эдамс в своей книге по экологии животных писал: «Взаимодействия между членами сообщества сравнимы с отношениями, существующими между разными клетками, органами или функциями отдельного организма...» (Mcintosh, 1980). Спустя еще три года Ф. Клементс изложил понятие суперорганизма, суть которого сводится к следующему (Mcintosh, 1980; Richardson, 1977, 1980). Как целое, экологическое сообщество больше простой суммы своих частей, поскольку эти части, изъятые из сообщества, превращаются в нечто иное, отличающееся от того, чем они были до изъятия. Более того, подобно организму сообщество состоит из частей, отношения между которыми носят взаимозависимый характер; каждый вид выполняет по отношению к целому определенную, только для него характерную функцию. Экологическую сукцессию можно

уподобить онтогенезу, а ее окончательную фазу — климаксное сообщество - взрослому организму. Каждый раз, когда по каким-либо причинам, скажем, в случае пожара, сообщество гибнет, оно тем не менее проявляет способность в ходе развития возвращаться к исходному, климаксному состоянию, определяемому климатом данного географического района, т. е. оно способно к однозначно детерминированному воспроизводству.

В противовес этим взглядам несколько позже возникла доктрина, получившая название индивидуалистической гипотезы. Речь идет о позиции, которую заняли Л. Г. Раменский и Г. Глисон. Согласно их воззрениям, набор видов, обитающих на какой-либо территории, определяется в основном случаем и носит непостоянный характер. Поэтому не может быть и речи о какой-либо аналогии между сообществом и организмом, между изменениями видового состава и онтогенезом особи. Так называемая климаксная стадия является результатом стечения целого ряда случайных, непредсказуемых обстоятельств, значит, само это понятие теряет смысл. Наиболее важным фактором, детерминирующим структуру сообщества, являются не взаимоотношения между видами, а климатические условия: сосуществующие виды объединяет только то, что все они хорошо приспособлены к данному климату. Виды могут сосуществовать практически в любом сочетании, они взаимозаменяемы.

Концепция суперорганизма, приобретшая сперва немалое число сторонников, перед второй мировой войной начала отходить на задний план, уступая место индивидуалистическим воззрениям. Такое положение дел сохранялось примерно до середины нашего столетия, когда начала формироваться теперешняя концепция экосистемы.

В 1940 г. В. Н. Сукачев впервые употребил термин биогеоценоз, в который он вложил смысл, примерно соответствующий тому, что подразумевается и ныне. Согласно высказанной им точке зрения, в биогеоценоз входят живые организмы (биоценоз) и косные тела (биотоп), непосредственно взаимодействующие с организмами. Каждый компонент подчинен биогеоценозу как целому, скорректирован им в своих свойствах с общей организацией системы (Дылис, 1978) .

Из более поздних работ необходимо выделить статью Р. Линдемана, появившуюся в 1942 г. Он ввел в экологию биоэнергетический (термодинамический) подход, получивший позже дальнейшее развитие.

Создателями экосистемной концепции на Западе считают главным образом А. Тенсли, Р. Линдемана, Р. Маргалефа, Ю. и Г. Одумов. Если Линдеман ввел в экологию термодинамический подход, то Р. Маргалефа заслуженно называют первым, применившим теорию информации для характеристики экосистем. Появлению экосистемной концепции во многом способствовали также работы Б. Пэттена, который широко разрекламировал методы общей теории систем применительно к анализу экосистем и тем самым заложил основы для так называемой системной экологии. Положительное влияние оказало и создание в 1964 г. Международной биологической программы, поставившей своей целью, кроме прочих, комплексное изучение продуктивности естественных сообществ Земли.

В сводке Ю. Одума (1975) суть экосистемной концепции излагается примерно таким образом. Все видовые популяции, занимающие некоторую область пространства, составляют экологическое сообщество, или биоценоз. Физическая среда непрерывно взаимодействует с организмами, образуя единое целое — экосистему. В таком понимании этот термин близок понятию биогеоценоза, предложенному В. Н. Сукачевым. Главными частями экосистемы являются биогены, т. е. участвующие в круговороте минеральные соединения (1) , климатический режим (2), детрит, т. е. мертвая органика (3), продуценты, или автотрофные организмы — главным образом зеленые растения (4), макроконсументы, или биофаги — в основном крупные животные) поедающие другие живые организмы (5), микроконсументы, или деструкторы — преимущественно мелкие животные, а также бактерии и грибы, разлагающие детрит (6).

Для Ю. Одума экосистема в пространственном отношении не является строго очерченной: это может быть как капля воды, так и биосфера Земли. Видовой состав сообществ а тоже не

является жестко фиксированным: размещение видов в пространстве во многом случайно, они нередко переходят из одной экосистемы в другую, следуя, скажем, изменениям в климате. Куда более строгие требования автор предъявляет к функциональному статусу экосистемы: она должна включать все шесть указанных выше компонентов, причем обязательными атрибутами сообщества следует считать продуценты, биофаги и деструкторы — три «функциональных царства природы». Продуценты превращают минеральные вещества в органические соединения, а биофаги и деструкторы, используя эту органику в качестве пищи, разлагают ее в конечном итоге до минеральных веществ, которые возвращаются растениям для новых актов фотосинтеза. Продуценты используют солнечный свет, воду, углекислоту, другие минеральные соединения для синтеза своей биомассы. Она потребляется животными-фитофагами, которых в свою очередь поедают хищники и так далее до «верховных» хищников. Непотребленные живыми растениями и животными отмирают, превращаясь в детрит, который разлагается деструкторами до минеральных веществ, возвращаемых растениям. Таким образом, моментом, связывающим разные компоненты экосистемы в единое целое) являются поток энергии и вещества.

Энергия Ю. Одумом и его последователями рассматривается как «универсальная валюта в экономике экосистемы». Ассимилированная продуцентами за определенный промежуток времени солнечная энергия называется валовой первичной продукцией. То, что остается от этой энергии с вычетом расходов на дыхание (трат на обмен) продуцентов, — это чистая первичная продукция. Эти величины называют также валовой и, соответственно, чистой продукцией сообщества, так как, строго говоря, остальные организмы сообщества заняты лишь переработкой органики, синтезированной продуцентами. Чистая продукция представляет собой прирост биомассы растений за счет роста и репродукции. Часть этой биомассы потребляется фитофагами, т. е. вторым трофическим уровнем. Ассимилированная ими энергия также идет на дыхание, рост и репродукцию. Такая картина характерна для всех типов организмов. Поскольку дыхание (биологическое окисление) связано с превращением энергии химических связей в тепло, рассеиваемое в окружающее пространство, значит, с продвижением вещества и энергии с одного трофического уровня к последующим доступной энергии остается все меньше и меньше, пока на уровне биогенов она вовсе не иссякнет. Таким образом, энергия в экосистеме перемещается только в одном направлении — от продуцентов к биофагам и деструкторам, в то время как движение веществ происходит по кругу.

Ассимилированная энергия (A), или валовая продукция, сообщества, находящегося в стационарном (климаксном) состоянии, должна без остатка расходоваться в процессе дыхания (R) всех без исключения организмов. Следовательно, чистая продукция сообщества в данном случае равняется нулю ($A = R; dB/dt = 0$, где B — биомасса сообщества). При превышении A над R биомасса сообщества растет ($dB/dt > 0$). И наоборот, отставание скорости аккумуляции органики от темпов дыхания приводит к снижению биомассы ($dB/dt < 0$).

Равенство темпов притока и оттока энергии является фактором, говорящим не только о том, что экосистема находится в состоянии функциональной устойчивости, но и указывающим на приблизительное равенство темпов производства минеральных соединений в ходе разложения органики темпам их поступления в тела продуцентов. В экосистемах, где деструкция детрита по каким-либо причинам происходит замедленными темпами, продуцирование органики тоже не может быть быстрым. Потоки вещества неотделимы от потоков энергии. Конечно, ни одна реальная экосистема не может иметь безотходные, предельно замкнутые циклы: часть биогенов постоянно теряется, выходя из круговорота. Однако исследования показали, что некоторые организмы способны пополнить запасы минеральных веществ путем разложения материнских пород. Компенсация возможна также благодаря атмосферным осадкам. Эти качества делают экосистемы удивительно стабильными во времени.

Таким образом, понятие об экосистемах подразумевает не только взаимодействие частей

(видовых популяций между собой и с физической средой), но и их взаимозависимость. «Поскольку ни один организм не может существовать сам по себе, без других организмов или среды обитания, первый принцип должен касаться «взаимосвязи» и «целостности»... (Одум, 1975, с. 17). Даже локальные экосистемы нельзя рассматривать как абсолютно независимые от других экосистем. „Самая крупная и наиболее близкая к идеалу „самообеспечения“ биологическая система, известная нам, — это биосфера, или экосфера" (там же, с. 11). И еще: „...если принять во внимание такие факторы, как взаимозависимость, взаимосвязи и выживание, то и в самом деле здесь нигде не должно быть резких разрывов. Отдельный организм, например, не более способен к длительному существованию вне своей популяции, чем отдельный орган (в качестве самоподдерживающейся системы) вне своего организма. Подобно этому, сообщество не может существовать без круговорота веществ и потока энергии в экосистеме» (там же, с. 11).

Взаимозависимость физического и биологического компонентов экосистемы, согласно Ю. Одуму и его последователям, представляет собой одну из наиболее важных особенностей этих природных объектов. Вообще говоря, эта часть концепции экосистемы стала в значительной степени продолжением идей, высказанных в свое время нашим соотечественником акад. В. И. Вернадским.

Примером такой связи в глобальном масштабе является зависимость между составом атмосферы и деятельностью живых существ. Как полагают, кислород атмосферы образовался когда-то в результате фотосинтетической активности растений. Он постоянно расходуется в процессе дыхания биосферы и пополняется в ходе фотосинтеза.

По всей видимости, отставание темпов дыхания от продукции ($A > R$) и накопление органических остатков послужило причиной аккумуляции в атмосфере кислорода. Некоторые авторы (напр., Lovelock, 1979) даже считают, что биосфера способна активно контролировать состав атмосферы, поддерживая содержание газов на наиболее оптимальном для жизни уровне.

Круговорот кислорода тесным образом связан с циклом углекислоты. В среду она поступает в ходе дыхания, а возвращается в ценоз в процессе фотосинтеза. Особенно большое количество CO_2 поступает из почвы и иловых отложений благодаря деятельности деструкторов. Стабильность содержания этого газа в биосфере, видимо, говорит о том, что темпы его связывания и освобождения сбалансированы между собой. Таким образом, растения нуждаются в консументах хотя бы потому, что консументы изымают излишки кислорода и повышают концентрацию углекислоты в атмосфере и воде, которая в противном случае быстро израсходовалась бы.

Нет сомнения в том, что почва как физическое тело представляет собой прямой результат жизнедеятельности организмов. Более того, согласно взглядам Ю. Одума (1975, с. 34), биоценоз приспособливает геохимическую среду к своим потребностям. Растения, обитающие на песчаной дюне, образуют почву, которая со временем становится все более пригодной для поддержания значительного разнообразия жизненных форм. Химический состав морских и пресных вод, как полагают, тоже отчасти является результатом направленной деятельности водных организмов. Из всех неорганических соединений, необходимых организмам, только HgO обращается самостоятельно, без помощи биоценозов. Тем не менее хорошо известна способность наземных сообществ аккумулировать и экономно расходовать воду, поступившую с атмосферными осадками. Вырубка лесов ведет обычно к увеличению поверхностного стока и потерь в биогенах.

Многие биоценозы способны создавать и поддерживать свой особый микроклимат. Летом лес предохраняет почву от высыхания, а осенью — от резкого охлаждения во время заморозков. Вообще говоря, амплитуда колебаний температуры воздуха в лесу на несколько градусов меньше по сравнению с таковой в открытой местности. Влажность воздуха в лесу всегда выше. Одно из главных воздействий леса на микроклимат основано на изменении силы и направления ветра. Над большими массивами лесов образуются мощные вертикальные потоки воздуха, которые стимулируют формирование облаков и выпадение

осадков (Pauliukevicius, 1982).

Большинство травоядных животных не могут усваивать целлюлозу, лигнин и некоторые другие труднорастворимые вещества растительного происхождения. Однако при прохождении растительной пищи через пищеварительный тракт она измельчается, что способствует разложению экскрементов деструкторами. Возможна, однако, и вспомогательная связь обратного типа, когда микроорганизмы как бы приготавливают „полуфабрикат“, эксплуатируемый в дальнейшем животными. Согласно К. Камминсу (Cummins, 1974), только что опавшие листья в лесных ручьях сперва колонизируются бактериями и грибами, и лишь в результате их деятельности становятся пригодными для беспозвоночных животных: личинок долгоножек, травоядных видов веснянок. Эти животные размалывают листовые пластинки и делают их доступными для других беспозвоночных: личинок звонца, некоторых видов поденок и ручейников. Камминс отмечает присутствие шести категорий листовых и фекальных веществ, различающихся размерами и являющихся источником пищи для определенных групп животных. Внутри каждой из групп виды во многом взаимозаменяемы, однако каждая группа зависит от предыдущих стадий разложения. Такие отношения можно рассматривать, видимо, как комменсализм. Как отмечает Дж. Ричардсон (Richardson, 1980), вся цепь разложения опада — это своеобразный многовидовой пищеварительный тракт.

Некоторые авторы, например М. М. Кононова (1963), считают, что основная роль в разложении растительных остатков принадлежит все-таки грибам и бактериям. Дождевые черви, многоножки выполняют функцию главным образом измельчителей, дальше в работу включаются плесневые грибы, споронеобразующие бактерии, спорообразующие бактерии, целлюлозные миксобактерии и, наконец, актиномицеты. Две первые группы расщепляют углеводы, аминокислоты, некоторые белки. Затем начинается расщепление целлюлозы, а актиномицеты участвуют в образовании гумуса. Здесь мы тоже встречаемся с взаимодействием скорее комплементарного и комменсального, нежели конкурентного типа или типа «хищник-жертва». Ни один из этих организмов не может осуществить разложение сам, от начала и до конца. Более того, при более основательном анализе легко придти к выводу, что не только организмы последующих стадий разложения зависят от прохождения предыдущих, но существует, хотя и опосредованная, и обратная зависимость: конечные этапы необходимы для полного освобождения биогенов, последующего участия их в новых актах фотосинтеза и, как следствие, появления новых порций детрита.

Наиболее трудно объяснимым следует считать факт сосуществования в одном сообществе многих видов растений, ибо, казалось бы, их трофические ниши полностью перекрываются: всем им нужны те же биогены, свет и вода. Однако при более внимательном взгляде оказывается, что произрастающие вместе виды растений все-таки различаются по потребностям в этих ресурсах. Скажем, кустарники и травянистые растения, занимающие соответственно средний и нижний ярусы леса, имеют обычно более низкие точки световой компенсации (интенсивность света, при которой вся ассимилированная энергия идет на дыхание, а рост отсутствует) и светового насыщения по сравнению с растениями верхнего яруса или обитателями открытой местности. Это означает, что кустарники и травы способны жить в условиях освещения, не пригодных для нормальной жизнедеятельности рослых древесных растений. И наоборот, при интенсивном свете эффективность функционирования теневыносливых растений становится ниже, чем светолюбивых, которые и оказываются более конкурентоспособными в этих условиях. Жизнь в тени не является чем-то бесспорно невыгодным, ведь дерево должно тратить много энергии на рост нефотосинтезирующих тканей. Конкуренцию растений леса, видимо, снижает и то обстоятельство, что для светолюбивых растений температурный оптимум находится в пределах 20—30°C, а для теневыносливых он равен 10—20°C (Лархер, 1978, с. 84). Это вносит в отношения между растениями некоторый элемент комплементарности.

Комплементарность можно усмотреть также в том факте, что сосуществующие растения обычно различаются требованиями к pH почвы, ее физическим характеристикам,

химическому составу и влажности. Сосуществование возможно, наконец, благодаря смещению во времени фаз роста и развития, характерных для отдельных видов. Например, некоторые травянистые растения леса умеренной климатической зоны проходят основные стадии вегетации до того, как деревья распускают листья. Надо помнить и то, что разные растения одного и того же фитоценоза засасывают воду и биогены с разных горизонтов, что тоже ведет к снижению интенсивности конкуренции и возникновению комплиментарности. Комплиментария (или взаимодополнение) должна вести к более эффективному использованию ресурсов благодаря функциональной специализации элементов системы. Это дает способ экспериментальной проверки гипотезы наличия комплиментарных отношений внутри фитоценоза. Такая работа была проделана Пэрришом и Баззазом (Pamsh, Eazzaz, 1982). Сначала они убедились в том, что для поздне-сукцессиальных видов растений характерны более узкие экологические ниши, чем для раннесукцессиальных. К тому же степень перекрытия ниш для видов первой группы была меньше, чем для второй, т. е. виды более поздних стадий развития в меньшей степени конкурируют, чем ранние. Авторы высказали гипотезу, что снижение конкуренции во время сукцессии компенсируется соответствующим повышением взаимозависимости, которая может проявиться в том, что средняя биомасса поздне-сукцессиальных растений в смешанных насаждениях будет выше таковой в одновидовых. Иными словами, предполагалось, что в тесном окружении особей своего вида рост растений подавляется больше, чем если бы оно росло в окружении особей других видов из числа сосуществующих. Данное предположение полностью подтвердилось в ходе экспериментов. Положительный эффект смешанных насаждений отсутствовал у видов ранних стадий развития. Таким образом, гипотеза наличия комплиментарного рода зависимости в стабильных фитоценозах находит поддержку в эмпирическом материале. Точке зрения, согласно которой растения находятся исключительно в конкурентных отношениях, противоречат и чисто теоретические доводы. Факт устойчивого сосуществования многочисленных видов растений с учетом принципа конкурентного исключения Гаузе должен говорить о том, что их экологические ниши чем-то отличаются друг от друга. Видимо, то, что оптимально для одного, хуже для другого, и то, что с успехом делает один, другой осуществляет лишь с трудом, не столь эффективным образом. К аналогичному выводу приходит и Р. Уиттекер (1980, с. 89) : „Мы применяем этот принцип (принцип Гаузе — Э. Л.) к сообществам в форме трех утверждений, вытекающих одно из другого:

1. Если два вида занимают одну и ту же нишу в одном стабильном сообществе, то один из них будет вымирать.
2. Нет двух видов в стабильном сообществе, которые являются прямыми конкурентами, ограниченными одним и тем же ресурсом; различие ниш видов ведет к уменьшению конкуренции между ними.
3. Сообщество — это система взаимодействующих, дифференцированных по нишам видовых популяций, которые имеют тенденцию дополнять друг друга в большей степени, чем прямо конкурировать...”.

Эти теоретические выкладки, конечно же, имеют прямое отношение не только к уровню продуцентов. И действительно, многочисленные наблюдения экологов показали, что сосуществующие виды животных, как правило, отличаются друг от друга по экологическим нишам; они перекрываются лишь частично. На оси градиента ресурса виды распределяются не беспорядочно, а строго определенным образом, а именно: их оптимумы оказываются несколько сдвинутыми относительно друг друга, что снижает интенсивность конкуренции и делает возможным реализацию преимуществ, предоставляемых разными формами протокооперации.

Даже в тех случаях, когда в ходе наблюдений не обнаруживаются достоверные различия в диете или других ресурсах, при дальнейших поисках обычно выясняется, что имеется временное или пространственное смещение активности животных одного и того же трофического уровня. Скажем, гидробиологам хорошо известен факт стабильного

сосуществования многих видов фито- и зоопланктона, трудно объяснимый с точки зрения трофических потребностей: в эксперименте они очень уж сходны. Однако надо иметь в виду, что для естественных условий характерна куда большая вариабельность биотических и физических условий. Вполне возможно, что испытываемые виды различаются по температурным, световым и другого рода оптимумам, и вариабельность внешних условий во времени ведет к тому, что ни один из видов не может получить абсолютного преимущества. Гвинн и Белл (Gwynne, Bell, 1968, взято из Richardson, 1980) описывают, видимо, весьма типичную для богатых видами сообществ тропической зоны картину отношений между копытными национального парка Серенгети (Танзания). Среди потребителей травянистой растительности здесь выделяются зебры, антилопы гну и газель Томпсона. Пастбище они эксплуатируют в четкой последовательности: прибывший на данную территорию позднее выигрывает от деятельности предшественника. Зебры, поедая верхушки стеблей, открывают доступ к листьям и листовым влагалищам для антилоп гну, а последние, в свою очередь, продолжая очищать пастбище от высоких трав, стимулируют тем самым рост мелкого разнотравья, которым и питается газель. Схожую последовательность описывает Веси-Фитцджеральд (Vesey-Fitzgerald, 1960, взято из Richardson, 1980), наблюдавший за луговым сообществом близ озера Руква. Здесь первыми начинают слоны и бегемоты, за ними следуют буйволы, зебры и, наконец, мелкие травоядные (топи, тростниковый козел, водяной козел пупу). Конкуренция между этими видами не является интенсивной, зато кооперация играет весьма существенную роль.

По традиции отношения типа „хищник-жертва" (сюда включаем связи между фитофагом и растением, паразитом и хозяином, настоящим хищником и преследуемой им жертвой) рассматриваются как односторонне полезные: поедаемый гибнет, заболевает либо повреждается, в то время как поедающий за счет этого выживает, растет и размножается. Но все в этой цепи, по-видимому, сложнее и интереснее. Наиболее очевидный факт, который набрасывает тень сомнения на столь простое толкование, — это длительное сосуществование хищников и их жертв в естественных, устоявшихся сообществах. Видимо, поедающие «не заинтересованы» в поголовном истреблении своих жертв, и существуют какие-то механизмы, препятствующие такому исходу.

Ставшие классическими опыты Г. Ф. Гаузе над простейшими показали, что полному истреблению жертвы препятствуют разного рода убежища. Но в естественной ситуации роль стабилизирующего фактора могут играть не только убежища. Так, многими было замечено, что хищник переключается на другую жертву после того, как численность популяции его основной жертвы становится незначительной. Существуют и другие способы стабилизации, однако все они сводятся к тому, что давление хищников на жертвы растет с увеличением плотности последних. И наоборот, падение плотности популяции жертвы служит, видимо, сигналом для ослабления хищничества. Это означает, что доля жертв, изымаемых хищниками, увеличивается с ростом обильности пищи. Благодаря такой стратегии образуется петля отрицательной обратной связи, способствующая стабилизации систем такого типа. Мы склонны относить связь „хищник—жертва" к односторонне полезной по той простой причине, что нам кажется, будто повышение плотности популяции всегда полезно для нее самой, а спад численности всегда повышает риск вымирания. Однако имеет смысл обсуждение того, не лучшей ли с точки зрения вида стратегией является та, которая обеспечивает стабильные, хотя и средние размеры популяции. В этой связи полезно вспомнить опыт истребления пум и волков в штате Аризона. Действия охотников привели к взрыву численности оленей, а отсюда — к уничтожению растительных запасов, вызвавшему гибель животных. Сходное лавинообразное увеличение численности с последующим резким снижением ее наблюдалось в некоторых популяциях млекопитающих, завезенных на острова, лишённые „компетентных" хищников (Уиттекер, 1980, с. 47). И. К. Пачоский описывает случай гибели фитоценоза украинской ковыльной степи в Аскания Нова после его огораживания и полного прекращения выпаса и косьбы. Причина — накопление мертвой органики, «задушившей» дерновины ковыля и типчака (Одум, 1975, примеч. ред. на с. 89).

Логично полагать, что стабилизация численности популяций жертв хищниками связана с поддержанием видового многообразия жертв. Такое возможно, например, при переключении хищника с менее многочисленного вида на более многочисленный. Работы Р. Пейна (Paine, 1966) показывают, что изъятие хищника (например, морской звезды) ведет к уменьшению разнообразия жертв, поддерживаемого именно таким способом. Разнообразие растений пастбищ тоже падает после их огораживания от кроликов (Harper, 1969) .

В более широком аспекте отношения между поедаемым и поедающим можно рассматривать как отношения между смежными трофическими уровнями. Растения поедаются растительноядными, а те, в свою очередь, хищниками первого порядка. Значит, если следовать идее односторонне полезной связи между хищником и жертвой, то первый и третий, второй и четвертый, третий и пятый трофические уровни должны находиться в обоюдно полезных отношениях: хищники, поедая жертвы, тем самым способствуют сохранению пищевых ресурсов, используемых последними. Ограничение численности рыб-зоопланктофагов путем вселения хищных рыб способствует массовому развитию зоопланктона, что, в свою очередь, препятствует массовому развитию фитопланктона. Этот биологический метод борьбы с „цветением" воды внедряется в Швеции (Ripl, 1980) .

Тут необходимо упомянуть некоторые высказывания, которые, являясь весьма неожиданными, вместе с тем выглядят правдоподобными. Имеется в виду точка зрения, согласно которой фитофаги и растения необходимы друг другу, ибо фитофаги и животные в целом убыстряют возвращение биогенов растениям и увеличивают первичную продукцию, стимулируя восстановительный рост растений (Owen, 1980; Owen, Wiegert, 1981). Свои выводы авторы подкрепляют эмпирическими наблюдениями. Безусловно, эта интригующая и основополагающая мысль требует более серьезного изучения.

О наличии взаимовыгодных и даже обоюдно стимулирующих отношений между насекомыми и их паразитами (мермитидами) говорят наблюдения И. А. Рубцова (1971) .

Ранее уже говорилось о разных уровнях понимания и о том, что при теоретическом изучении любого феномена желательнее вовлечение возможно большего числа уровней понимания в целях получения полиракурсной точки зрения. Некоторые экологи, оказывается, прекрасно владеют этим приемом и успешно применяют его на практике. Так, В. Л. Контримавичус (1982), обсуждая роль хищничества, замечает: «...отношения между хищником и жертвой на индивидуальном уровне означают получение хищником пищи и смерть особи жертвы. На уровне популяций эти же отношения приобретают значение регуляции численности, направления естественного отбора и т. п.» Согласно Контримавичусу, для популяции хозяина паразит безусловно полезен, ибо как чрезмерно высокая, так и крайне низкая численность популяции хозяина нежелательны ввиду пониженной вероятности воспроизводства. По всей видимости паразиты, как и настоящие хищники, в естественных биоценозах играют роль стабилизаторов численности и видового состава эксплуатируемых ими организмов.

В начале этого раздела было упомянуто о двух доктринах, предшествовавших появлению концепции экосистемы: это понятие о сообществе как о суперорганизме (Ф. Клементс) и индивидуалистическая точка зрения (Л. Г. Раменский, Г. Глисон) . Различия между ними сводились главным образом к тому, что, согласно первой из них, виды сообщества находятся во взаимозависимости, поэтому они могут существовать только в объединении, в то время как противники этой теории утверждали, что видовой состав сообществ определяется случаем, и единственное, что объединяет сосуществующие виды, — это их приуроченность к тем же климатическим условиям.

Концепция экосистемы, о которой до сих пор шла речь, стала в некотором смысле компромиссным решением дилеммы, возникшей еще в первые десятилетия нашего века. Жизнь сама внесла коррективы в крайние точки зрения, приблизив одну к другой. Во многих положениях современной экологии сожигательствуют фатальный детерминизм Ф. Клементса и неразборчивая случайность, отстаиваемая его оппонентами. Сторонники экосистемной концепции избегают сравнения экосистем с организмом, отдавая отчет в том, что между этими типами биосистем имеются некоторые весьма существенные различия. Тем не менее,

если бы требовалось найти место этой концепции на градиенте, крайние точки которого занимают две предшествовавшие ей гипотезы, ее местоположение было бы все-таки ближе к „суперорганизменному" полюсу. К такому выводу пришел, думается, и сам читатель после ознакомления с материалами этой главы. Существуют, однако, некоторые довольно глубокие различия между гипотезой о суперорганизме и ее более современным вариантом. Ф. Клементса интересовал главным образом видовой состав сообщества, еще точнее — фитоценоза, а Ю. Одум и его сторонники акцентировали внимание на биоэнергетике экосистемы в целом, т. е. на функциональном аспекте, придавая вопросам структуры второстепенное значение. Кроме того, в новой экологии много места уделяется вопросам механизмов управления и контроля, что тоже не характерно для Ф. Клементса. Наконец, нельзя забывать, что экосистемная позиция куда больше, нежели ее предшественница, детализирована и подкреплена множеством эмпирических данных, отсутствовавших в первой половине века.

Несмотря на, казалось бы, всеобщее принятие положений, оспариваемых создателями экосистемной концепции, существуют иные точки зрения на статус экосистемы и сообщества. Примером крайне критического отношения может служить высказывание польского эколога А. Ломницкого (1979). Он считает, в частности, что биоценоз и экосистема являются скорее „...общими концепциями экологии, чем действительными объектами исследования. Там, где их пытались изучать, обычно получали лишь описание их состояния". Взамен автор предлагает аналитический подход, когда свойства целого выводятся из свойств отдельных элементов; обратная этой, синтетическая стратегия, как он полагает, в этой области биологии не оправдывает себя.

Через призму строго аналитического подхода смотрят на экологические сообщества также Д. Гленн-Левин (Glenn-Lewin, 1980), Р. Пит и Н. Христенсен (Peet, Christensen, 1980) и некоторые другие экологи. В частности, взамен показателей, характеризующих структурное разнообразие сообщества и поток энергии через него, они предлагают использовать аутоэкологические показатели: жизненный цикл, конкурентоспособность видов и т. п. Они продолжают линию, начатую еще Раменским и Глисоном.

В этой связи необходимо заметить следующее. Ни одна теория, сколь бы хорошей она ни была, неспособна охватить все разнообразие, присущее объекту изучения. Абстракция неизбежна в процессе теоретического познания, и весь вопрос лишь в том, отражает ли полученная схема наиболее существенные моменты. Клементс в своей повседневной практике имел дело со сравнительно стабильными сообществами интегрированного типа, что нашло отражение в его теоретических схемах. Глисон, наоборот, наблюдал за весьма нестабильными сообществами, подверженными резким и трудно предсказуемым изменениям физического окружения, в результате он (опять же пользуясь методом неполной индукции) пришел к иным выводам. У Ю. Одума выбор был пошире, и он избрал нечто среднее, однако нетрудно заметить, что концепция экосистемы больше подходит для устоявшихся, богатых видами сообществ тропической и умеренной зон, и куда меньше — для тех местообитаний, для которых характерны резкие и непредсказуемые сдвиги климатических условий; здесь, возможно, господствуют отношения, описанные Глисоном и Раменским. Кроме того, надо иметь в виду возможность того, что по мере развития (сукцессии) одно и то же сообщество может менять свой статус, начиная с „индивидуалистического" и кончая „суперорганизменным" в фазе климакса.

И еще. Нельзя понять целое, абстрагируясь от свойств частей. Однако столь же верно и то, что трудно, если не невозможно, понять работу частей, пренебрегая характером их взаимодействия. Экосистемная теория опирается на предположение, что имеются некие „эмерджентные" признаки, присущие сообществу как целому, но не имеющие смысла для отдельных видов. Ими являются показатели потока энергии через сообщество, видовое разнообразие и др. При этом полагают, что для этих показателей характерна некоторая инвариантность поведения, диктуемая закономерностями термодинамического или другого рода. Иными словами, существует предположение, что при взаимодействии видов на уровне

ценоза образуются специфические ограничения, накладываемые на поведение каждого из видов, и понять характер этих ограничений значит понять работу сообщества. Однако это верно лишь отчасти. Обе стратегии — аналитическая, отрицающая наличие „эмерджентных“ свойств, и синтетическая, признающая их, — по сути являются редукционистскими, ибо одна из них всю сложность отношений внутри экосистемы сводит к межвидовым, а другая — к свойствам отдельных видов. Ни ту, ни другую нельзя признать безусловно правильной, и решение дилеммы состоит в объединении крайних точек зрения. Диалектический материализм не признает синтеза и анализа в качестве самостоятельных приемов мышления, столь же решительно он отвергает искусственное расчленение этих подходов в научном познании. Информацию о частях и об их взаимосвязях при функционировании можно рассматривать как два разных уровня понимания одного и того же явления, и они могут лишь дополнять, а не исключать друг друга.

3.3. Внутривидовые отношения

Под популяцией будем подразумевать набор особей одного вида, занимающих определенное пространство и находящихся в родственных или другого рода связях. Право на выделение относительно обособленных групп, называемых нами популяциями, дает то обстоятельство, что связи между членами группы являются часто на несколько порядков интенсивнее, нежели между ними и остальными особями того же вида.

Принято считать, что популяция обладает признаками, отсутствующими у отдельных особей. Это плотность, рождаемость, смертность, возрастной и половой составы, генетический полиморфизм, биотический потенциал и др. Более того, некоторые экологи полагают, что эти признаки подвержены естественному отбору так же, как, скажем, морфологические признаки, и что они постоянно изменялись в ходе эволюции. Важным параметром, характеризующим способность популяции к воспроизводству, является мгновенная скорость роста популяции в расчете на одну особь.

Иногда его называют мальтузианским параметром. Это интегральный показатель, отражающий баланс между рождаемостью и смертностью: если темпы рождаемости выше темпов вымирания, r является положительным, и популяция увеличивается в размерах, при обратном соотношении численность популяции падает. Когда лимитирующие факторы отсутствуют, популяция растет с максимальной скоростью, зависящей только от времени генерации.

Модели логистического типа в последнее время многими отвергаются как далекие от реальности. Взамен предлагается использовать более сложные нелинейные зависимости, которые, как полагают, больше соответствуют действительности. Одним из первых, обративших внимание на сложную природу связи между плотностью популяции и ее способностью к воспроизводству, был У. Олли. Он пришел к выводу, что для одних организмов характерна обратная зависимость между плотностью и темпами размножения, в то время как для других видов кривая имеет пик при промежуточной плотности. Олли объяснял это тем, что организмы первого типа только конкурируют, во втором же случае особи находятся по отношению друг к другу не только в конкурентных, но и в кооперативного рода связях. Последние с наибольшей силой проявляют себя при сравнительно небольшой плотности. Это положение известно в экологии как правило Олли. Личинка морского желудя скорее погибнет, чем прикрепится к субстрату и приступит к метаморфозу в отсутствие по соседству представителя своего вида, но при этом, оседая, она ищет свободное место, обосновываясь на известном расстоянии от соседей (Найт-Джонс, Мойз, 1964). Схожим образом ведут себя многие виды донных животных.

В начале этой главы мы дали операциональные определения терминам конкуренции и кооперации (взаимозависимости). Было подчеркнуто, что при конкуренции рост численности компонентов системы неблагоприятно сказывается на их выживании и мультипликации, в то время как в случае кооперации рост численности оказывает положительный эффект. Таким образом, с учетом принципа Олли мы вправе требовать более сложной трактовки характера

внутривидовых отношений. Зависимость между r и N может быть представлена, скажем, кривой такого типа (рис. 3). Здесь уже присутствуют три критические точки.

Вымирание может иметь место, например, при таком изреживании, когда встреча половых партнеров становится маловероятной, или в результате инбредной депрессии. Теперь следовало бы остановиться на типах конкурентных взаимоотношений внутри вида. Однако перед этим сделаем короткое отступление. Известно, что способ пространственного распределения может многое говорить о характере отношений между особями. Так, выделяют случайное, равномерное и агрегированное, или групповое, распределение. При случайном размещении не существует никаких правил для определения местоположения одной особи по данным о расположении другой. Такое распределение отмечается в однородной среде при условии, что особи не оказывают друг на друга никакого влияния, они взаимоиндифферентны. Признак равномерного распределения — примерно равные расстояния между особями. Для реализации этого распределения необходимо, как правило, чтобы среда тоже была однородной, но вдобавок особи должны находиться в конкурентных отношениях. Соревнование как бы отталкивает особи одну от другой, приводя к минимизации силы негативных взаимодействий. Третий тип распределения — агрегации. Полагают, что они могут быть обусловлены либо гетерогенностью среды, либо наличием кооперативного рода связей. Для него характерны пятна: некоторые области пространства заселены в значительно большей степени, чем другие.

Случайное распределение в природе встречается довольно редко. Оно характерно главным образом для некоторых растений, а также для наиболее примитивных форм животных. По всей видимости, эта черта не является перманентной: индифферентность может превратиться в кооперацию или конкуренцию при изменении плотности популяции, при преобладании тех или иных возрастных групп и т. д. Равномерное распределение весьма часто встречается у растений. Типичный пример — размещение сосен в сосновом лесу. Кустарники в пустынях размещены сходным образом. Наиболее приемлемое объяснение таким фактам, видимо, состоит в признании главной роли конкуренции в этих сообществах. Так называемое территориальное поведение некоторых животных тоже следует отнести к проявлению конкурентных взаимодействий. Считается (Одум, 1975, с. 265), что последний тип распределения — агрегированный — является наиболее распространенным в природе. Следует иметь в виду, однако, что агрегации могут иметь место не только как результат „притяжения“ на кооперативной основе, но и за счет гетерогенности среды, а также в силу особенностей размножения. Скажем, многие вегетативным путем размножающиеся растения образуют скопления, но чаще всего в них нет места для взаимной пользы.

Из всех форм конкурентных отношений для животных, пожалуй, наиболее характерно так называемое территориальное поведение.

Территории — это активно охраняемые индивидуальные участки. Особи, являющиеся обладателями участка, пользуются преимущественным доступом к пищевым и другого рода ресурсам, находящимся на данной территории. Эта форма поведения особенно характерна для многих видов птиц и млекопитающих.

Обычно прямые столкновения конкурентов сведены до минимума, они преобладают лишь при захвате территории. Владельцы, заполучив свой участок, затем доказывают свои права на него при помощи песни или другими достаточно мирными способами, и этого, как правило, бывает достаточно для избежания конфликтов. Как и у истинно общественных животных, при территориальности конкуренция принимает непрямой характер, это скорее соревнование из-за прав на ресурсы (*contest competition*), нежели прямые столкновения из-за ресурсов (*scramble competition*). Многие полагают, что такая форма организации способствует стабилизации численности популяции.

Среди разных форм агрегаций можно выделить следующие:

1. Скопления как результат гетерогенности среды. В этом случае распределение особей в пространстве отражает размещение какого-либо ресурса, играющего роль лимитирующего фактора.

2. Скопления как результат низкой подвижности генеративных клеток и потомков. Примером могут служить вегетативно размножающиеся растения.

3. Протокооперативные скопления. В них отсутствует какая-либо функциональная дифференциация. Примером могут быть скопления змей или пчел во время холодной погоды. „Школы" рыб тоже можно отнести к агрегациям такого типа.

4. Размножающиеся пары. Имеется в виду совместное нахождение особей противоположного пола, объясняемое кооперацией на почве репродукции. Кроме половых партнеров в такой группе могут присутствовать и их потомки. Эта форма агрегации характерна и для животных с истинно территориальным поведением: конкуренция господствует только за пределами участка, а не внутри него. Кроме того, надо иметь в виду, что конкуренцию может смягчить то обстоятельство, что пищевые ниши половых партнеров иногда оказываются различными.

5. Группы без доминирования. Примером могут служить колонии некоторых видов птиц. Здесь отсутствуют иерархия и разделение труда, если не считать репродуктивных зависимостей. Преимущества состоят главным образом в защите от хищников, повышении конкурентоспособности, создании более благоприятного микроклимата.

6. Группы (стада, стаи, табуны) с доминированием. Они образуются обычно не только на сезон размножения. Кроме чисто половых контактов и присмотра за потомками тут наблюдается, с одной стороны, весьма жесткая конкуренция между представителями одного и того же пола, чаще всего мужского, из-за доступа к половым партнерам и ресурсам, а с другой — разделение труда, подчас весьма примитивное, и основанная на нем кооперация при совместных действиях. Конкуренция и кооперация тут переплетаются настолько, что почти невозможно бывает сказать, где кончается одно и начинается другое. Драки или даже угрозы — довольно редкие явления в этих группах. Когда все права уже распределены, иерархия может сохраняться неизменной длительное время ввиду того, что особи узнают друг друга.

Такой тип организации встречается у беспозвоночных, рыб, ящериц, птиц, грызунов, у многих видов собачьих, приматов. Выигрывают эти виды главным образом благодаря тому, что такой тип агрегирования улучшает микроклиматические условия, повышает сопротивляемость конкурентам и хищникам, а иногда - и вероятность выживания особей в условиях дефицита пищи. Некоторые хищники, в свою очередь, тоже приобрели такой (примитивно общественный) статус. Примером могут быть волки и львы. Их жертвы являются достаточно крупными и быстрыми, поэтому овладеть ими лучше всего действуя сообща. Волки, охотясь за взрослой особью северного оленя, при преследовании замещают друг друга и атакуют жертву сообща, каждый выполняя свою, предназначенную ему роль. Львы при охоте часто используют „засады", в направлении которых сообща гонят жертву. Безусловно, от такой кооперации выигрывают все члены сообщества, хотя распределение добычи редко бывает равным или хотя бы по заслугам.

7. Истинные сообщества (society). У истинно общественных животных (муравьи, пчелы, осы, термиты) присутствуют касты, и переход той или иной особи в другую касту затруднен или же вовсе невозможен. Характерным признаком общественной организации является также наличие сложной системы коммуникации, позволяющей координировать работу всей колонии. В таких агрегациях доминирует, конечно, кооперация, а конкуренция имеет опосредованный характер.

Конкуренция не исчезает с появлением территории, полов, иерархии, каст — она просто становится не столь интенсивной, и это снижение, как нам кажется, компенсируется соответствующим усилением кооперативных связей. В весьма грубой и, конечно, полностью гипотетичной трактовке интенсивность обоих типов отношений в каждой из выделенных нами семи форм агрегации можно представить в следующем виде (табл. 1). Здесь интенсивность связей выражена по пятибалльной системе, нулем помечено отсутствие взаимодействия указанного типа, а пятью баллами — крайне сильное взаимодействие. Конечно, практикующему экологу эта таблица покажется слишком примитивной хотя бы ввиду того, что ни одна из этих форм агрегации в природе не встречается в чистом виде.

Предлагаемая классификация форм агрегации далека от совершенства, и цифры, приведенные в таблице, должны служить лишь для весьма грубой иллюстрации, а не для подтверждения идеи, согласно которой снижение конкуренции, по всей видимости, сопровождается соответствующим повышением степени специализации и взаимозависимости элементов системы.

Легко убедиться, что взаимозависимость увеличивается с повышением функциональной разнокачественности особей. Это могут быть половой диморфизм, касты, различия в положении на лестнице иерархии, разные роли в действующей сообще группе. Видимо, разнокачественность снижает конкуренцию и хотя бы поэтому поощряется естественным отбором, но при этом правом на существование пользуется не всякая разнокачественность, а строго определенная, такая, которая увеличивает приспособленность отдельных особей и популяции в целом. Если эти рассуждения имеют под собой реальную основу, можно ожидать, что не только перечисленные, но и любые другие длительно существующие различия между особями могут вести если не к взаимозависимости, то по крайней мере к комплиментарности (взаимодополнению).

Во многих, если не во всех естественных популяциях животных и растений, как известно, присутствует генетический полиморфизм, т. е. популяции состоят из генетически разных особей. Иногда эти различия весьма заметны даже невооруженным глазом (например, различия между представителями мужского и женского пола), а иногда это весьма тонкие морфологические, физиологические или иного рода варианты, обнаруживаемые лишь при внимательном анализе. По-видимому, некоторые из этих вариантов имеют адаптивный смысл, о чем говорит положительная корреляция между гетерогенностью среды и степенью полиморфизма обитающих в этой среде видов (см. Nevo, 1978). У многих видов нашли микродифференциацию, выражающуюся в том, что разные генотипы (морфы) приурочены к разным локальным условиям, к определенной субнише. Было высказано соображение (Гершензон, 1946), что такого рода полиморфизм поддерживается за счет дизруптивного отбора. Согласно этой точке зрения, в ответ на изменения климатических или других внешних факторов вектор отбора меняет свое направление, и если колебания условий наблюдаются достаточно длительное время, это может привести к сбалансированному, устойчивому полиморфизму.

Верным признаком комплиментарных и истинно кооперативных отношений принято считать положительное влияние пребывания в группе на выживание, репродукцию или функционирование отдельных особей.

Это дает нам способ проверки идеи следующего характера: является ли обнаруживаемый в популяциях полиморфизм функциональной разнокачественностью такого рода, что приспособленность особей в гетерогенных группах повышается по сравнению с однородными популяциями и изолированными особями?

Данные на этот счет немногочисленны. К. Мазер (1964) сообщает о своих опытах над личинками дрозофилы, которые он выращивал при разной плотности и разной степени генетической гетерогенности групп. Он делает вывод, что в среднем особи в гетерогенных группах оказались более плодовитыми по сравнению с равными по размеру гомогенными культурами. Однако автор не представляет более исчерпывающей информации о методике и результатах работы. М. Тошич и Ф. Айала (Ayala, 1981) получили такой же вывод при работе с тремя генотипами (S/S, F/S и F/F) дрозофилы: при совместном культивировании они эффективнее используют ресурсы, нежели при выращивании порознь.

Аналогичные опыты были проведены нами (Лекавичюс, Бальчюнас, 1986) с целью получения более строгих аргументов касательно данной гипотезы. В качестве модельного объекта была использована *Daphnia magna*. Этот объект удобен тем, что он размножается партеногенетически или половым путем в зависимости от условий обитания. Из половых яиц было образовано несколько клонов, из членов которых составлялись гомогенные (одноклоновые) и гетерогенные (смешанные) группы одинаковых размеров, а некоторые особи выращивались поодиночке. В ходе опыта подсчитывалась партеногенетическая

плодовитость подопытных рачков.

Эксперименты показали, что изоляция особей, видимо, неблагоприятно сказывается на плодовитости. Так, среднее число потомков, производимое одной подопытной самкой за сутки в случае, когда она находится в окружении особей своего клона, было достоверно выше величины, характерной для изолированных рачков (0,521 и 0,318 Соответственно).

Литературные и наши данные говорят о том, что плодовитость особей скорее всего увеличивается в направлении: изолированная особь — одноклоновая группа — разноклоновые группы — разнородные разноклоновые группы (табл. 2). Иными словами, выдвигается предположение, что темпы продуцирования потомков повышаются в случае, когда самка находится в окружении других особей, особенно если это генетически различающиеся особи. Этот феномен ближе всего подпадает под определение, данное нами для комплиментарного рода отношений.

Как и следовало ожидать, эффект комплиментации более заметен при меньшей плотности группы. Увеличение плотности, видимо, сопровождается интенсификацией конкурентных отношений. Ухудшение рациона (все три диеты в этих опытах были, «голодными»), по всей видимости, тоже препятствует проявлению этого феномена.

Можно заключить, что генетически разные особи при совместном размножении дают эффект, не сводимый к простой сумме эффектов особей, выращиваемых отдельно или же в генетически идентичных группах. Наиболее логичным, видимо, было бы полагать, что разные генотипы эксплуатируют разные участки ниши популяции, что ведет к более эффективному использованию ресурсов (более детальное обсуждение этого вопроса см. Лежачий, Бальчюнас, 1986).

3.4. Взаимодействие частей многоклеточного организма. Онтогенез

Вплоть до начала XX в. было принято считать, что многоклеточный организм животного или растения представляет собой нечто целое, части которого сплочены воедино в структурном и функциональном отношениях. Такой точки зрения придерживался и Ч. Дарвин. Он полагал, что адаптивная ценность органа или признака производна от приспособленности всего организма, ибо части организма взаимозависимы и не конкурируют между собой наподобие особям. Поэтому не может быть и речи о внутриорганизменном отборе, т. е. о дифференциальном выживании частей организма. Истинной единицей отбора может быть только особь. Однако почти одновременно с дарвиновскими понятиями формировалась и прямо противоположная точка зрения. Так, еще В. Ру, долго и кропотливо наблюдая и экспериментируя над индивидуальным развитием, пришел к выводу о „борьбе частей" и „тканевом отборе". Дальнейшее развитие концепция внутреннего отбора получила у А. Вейсмана. Он разделил организм на соматическую и генеративную плазму. По его мнению, только генеративные (половые) клетки участвуют в наследовании, они потенциально бессмертны. Соматические же клетки не имеют прямого отношения к наследованию, хотя они, в отличие от половых, и подвержены влиянию внешней среды. Однако эффекты такого влияния не наследуются потомками. Таким образом, генеративная плазма, а более конкретно — хромосомы в ней, определяют, согласно Вейсману, все признаки взрослого организма, а сами не испытывают обратного действия. Более того, Вейсман полагал, что содержащиеся в хромосомах детерминанты независимы в своих проявлениях. В таком понимании организм выглядел мозаикой отдельных признаков, эволюционирующих независимо друг от друга. По Вейсману, органы, ткани, клетки и даже молекулы борются из-за пищи. В этой борьбе побеждают сильнейшие, другие атрофируются. Это относится и к наследственным детерминантам: внешняя среда вызывает в них изменения, а в ходе конкуренции между ними решается вопрос о том, который из них останется, а который элиминируется. Взрослый организм оказывается конечным результатом внутреннего отбора наследственных детерминантов.

Вейсманизм, казалось бы, получил блестящее подтверждение в исследованиях ранних генетиков. Понимание гена и контролируемого им признака как единицы отбора в одно время

получило широкое распространение. Правда, это произошло не сразу. Идеи Г. Менделя, возможно, потому так долго и не находили сторонников, что в то время господствовало дарвиновское, т. е. целостное представление об организме. Позже, уже в XX в., успехи генетики, внимание которой сперва было сосредоточено на дискретных, „менделирующих“ признаках, отодвинули на второй план морфофизиологический подход, в результате на почве вейсмановской доктрины возникла геноцентрическая точка зрения на организм. Свое крайнее выражение она получила в знаменитом афоризме Батлера: „курица — это приспособление из одного яйца делать другое“. В более современном варианте эта мысль звучала бы примерно так: фенотип (или белок) — это лишь способ, с помощью которого мультиплицируется генотип (или ген); эффективность работы организма есть производная от его вклада в трансмиссию своего генома.

Аналитический подход был доведен до своего логического предела некоторыми авторами, считающими себя, видимо, наиболее последовательными сторонниками синтетической теории эволюции. Так, Р. Докинз (Dawkins, 1976) полагает, что индивид эфемерен, поэтому он не может быть единицей отбора, ген же практически бессмертен. Кроме того, гены, а вернее — аллели конкурируют между собой за представительство в следующих поколениях, ибо имеется дефицит мест в хромосоме. Ген поэтому олицетворяет эгоизм. Среди биологов, которые противились такому подходу, были А. Н. Северцов, И. И. Шмальгаузен, К. Уоддингтон и ряд других видных теоретиков нашего времени. Они возродили и дальше развили дарвиновское понимание организма как целостной, высокоинтегрированной системы. Тем не менее эти две линии — аналитическая и синтетическая — сохранились вплоть до сегодняшнего дня, и каждая из них имеет своих сторонников, в том числе и среди биологов с мировым именем. Постараемся выявить суть этих противоречий, обсудить их объективную основу. Рассмотрим также вопрос о степени совершенства организменных механизмов управления, о возможности конкурентных отношений между молекулами, между клетками организма, о характере связи между фенотипом и генотипом, а также между генами одного и того же генома, и в заключение коснемся закономерностей индивидуального развития.

3.4.1. Организменные механизмы управления и гомеостаза

В своей монографии В. Н. Новосельцев (1978) дает следующее описание системы многоклеточного организма. Организм состоит из более мелких систем — органов, которые, в свою очередь, состоят из тканей, ткани — из клеток. В клетках можно выделить органоиды и молекулы. В соответствии с этим создается и иерархия механизмов управления: самый верхний этаж занимают нервные и гормональные механизмы, координирующие работу всего организма, а внутриклеточные (биохимические) механизмы следят за работой на самом нижнем, молекулярном уровне. Внутри клеточные способы контроля входят в состав надклеточных в качестве составных частей. Управление, согласно Новосельцеву, может быть пассивным и активным. Активное требует затрат энергии, специальных органов коммуникации. Пассивное управление осуществляется самопроизвольно, посредством динамического взаимодействия равноправных в аспекте управления частей. Пример пассивного управления: с ростом плотности популяции обычно падает мгновенная скорость репродукции, что ведет к стабилизации численности. В организме пассивное управление представлено внутриклеточными механизмами. Примером может служить торможение синтеза фермента продуктом катализируемой им реакции и индукция синтеза субстратами данной реакции. Вообще говоря, пишет Новосельцев, имеется некоторая аналогия между молекулярным и популяционным уровнями, ибо скорости многих биохимических реакций (аналогия мгновенной скорости репродукции) определяются концентрациями (аналогия плотности популяции) участвующих в реакциях веществ. Эндокринный и нервный способы контроля — это активные формы управления; сюда вовлечены специальные вещества и импульсы, служащие сигналами для изменения статуса определенного органа или ткани, а также управляющие центры и проводящие сигнал коммуникационные системы. Выяснению того, как работает многоклеточный организм, во многом помогает понятие о

гомеостазе. Это — способность сохранять постоянство внутренней среды, несмотря на колебания внешней (У. Кеннон). Характерная черта гомеостаза — наличие так называемого гомеостатического плато на кривой „значения внешнего параметра—состояние организма“. Согласно У. Р. Эшби (1964), под гомеостазом следует понимать постоянство не всех, а только наиболее важных переменных организма. Более того, постоянство этих характеристик потому и возможно, что в ответ на изменения в среде меняются соответствующим образом значения других, не столь существенных, вспомогательных переменных. Примером существенных переменных могут быть температура тела у птиц и млекопитающих, концентрация глюкозы в крови и кислорода в мозгу. Как полагает Эшби, суть гомеостаза состоит в том, что воздействие окружения на существенные переменные приводит к их изменению, и это, в свою очередь, активирует механизмы управления, противостоящие нарушению.

В. Н. Новосельцев (1978) предлагает несколько иное толкование „сохранительных способностей биосистем“. Оно подразумевает объединение двух понятий — гомеостаза и стационарного неравновесного состояния, под которым понимается равенство темпов поступления энергии и вещества в систему темпам оттока из нее. Поддержание равенства темпов притока и оттока есть цель первого порядка, поскольку в стрессовых ситуациях сначала нарушается гомеостаз и лишь затем — стационарное состояние. Кроме того, условия стационарности являются необходимыми условиями постоянства уровней вещества и энергии; в свою очередь, постоянство уровней выступает как достаточное условие равенства темпов.

Тут уместно вспомнить принятую сейчас схему потока энергии, проходящего через организм. Организм ассимилирует только часть (А) всей энергии (С), поглощенной им за определенный промежуток времени. Другая часть (F) не используется и выделяется в среду. Часть ассимилированной энергии идет на рост соматических и репродуктивных тканей (Р), а другая расходуется в ходе дыхания и превращается в тепловую энергию (R). Стационарность, на которую обращает внимание Новосельцев, подразумевает равенство темпов притока и оттока вещества, т. е. $A = R$, $P = dB/dt = 0$, где В — биомасса организма. Иными словами, постоянство биомассы должно говорить о равенстве темпов ассимиляции и диссимиляции. Как взаимодействуют между собой нервноромональные и внутриклеточные механизмы управления в ходе гомеостатических реакций? Новосельцев (1978) делает вывод, что при действии стрессорных факторов происходит поочередное включение регуляторных механизмов разных уровней, начиная, по-видимому, с подсистемных. Этот вывод крайне важен. Укажем на некоторые довольно типичные для физиологии наблюдения, которые говорят в пользу истинности этого заключения. Так, управление уровнем сахара в крови при усиливающемся возмущающем воздействии по Г. Дришелю (1960) осуществляется следующим образом. В случае незначительных отклонений функцию регуляции концентрации сахара берут на себя управляющие механизмы печени. Если это не помогает, включается поджелудочная железа, секретирующая инсулин и противоположный ему по эффекту глюкагон. Если и это не приводит к норме, включается система гипофиз—промежуточный мозг. Наконец, в крайнем случае возможно вовлечение коры головного мозга. Итак, сначала гомеостаз за счет локальных механизмов, затем — расширение возможностей к адаптации вплоть до подключения систем, контролирующих работу всего организма (рис. 4). Видимо, включение того или иного способа компенсации зависит от степени отклонения регулируемого параметра от нормы.

3.4.2. „Несовершенство“ организменных способов управления. Взаимоотношения между клеточными клонами

Приведенные выше данные в совокупности внушают мысль о высокой степени интеграции, функциональной взаимозависимости частей организма. Зависимость часто носит облигатный характер. Это самоочевидные, ставшие тривиальными факты, и на них не следует останавливаться. Выше мы коснулись тех аспектов организменного контроля, которые довольно редко обсуждаются в учебниках, а сейчас перейдем к фактам, которые не столь

дружно соседствуют с общеизвестными. Имеются в виду указания на отсутствие полной точности у организменного контроля и данные о конкурентоподобных отношениях между частями организма. Существует некоторое основание для вывода, что в клетках имеются «лишние», не несущие явно выраженной функции структуры, что можно истолковать как факт, говорящий о наличии некоторой неопределенности поведения на нижних этажах структурной иерархии.

Начнем с генома. Для генетиков не составляет тайны то, что значительная часть ДНК у эукариотов бездействует, т. е. количество генов (участков ДНК, с которых идет списывание информации аппаратом синтеза РНК и белка) оказалось намного меньше того, которое ожидалось из расчетов общего количества ДНК. Например, у дрозофилы содержится 8-108 нуклеотидных пар на клетку, что достаточно для образования 8-105 (!) генов. У коровы соответствующие цифры равны 3-109 и 3-106 (!). На фоне новейших данных молекулярной биологии такое количество генов нереально, их слишком много. Так, принимается, что для млекопитающих реальное число генов всего 5-104—105, значит, имеется избыток в несколько десятков раз. Неясно также, какова функция у высокоповторяющихся последовательностей ДНК, по своей природе не пригодных для кодирования. Даже число уникальных последовательностей больше, чем требуется для кодирования всех белков организма. Известно только, что значительная часть «избыточной» ДНК транскрибируется, но при этом РНК деградирует во время процессинга (превращения первичного транскрипта — пре-мРНК в готовую молекулу мРНК).

Явление избыточности ДНК несколько выясняется с учетом фактов, говорящих о том, что даже в дифференцированных клетках содержатся гены, проявляющие избыточную для клетки, но чрезвычайно слабую активность. По-видимому, в категорию «молчащих» локусов первоначально попали и те, которые проявляли настолько слабую экспрессию, что обнаружение ее с помощью обычных электрофоретических методов было невозможным. Совершенствование биохимических методик привело к выявлению огромного числа истинных генов из числа «молчащих».

Во-первых, весьма неожиданно в опытах по молекулярной гибридизации было обнаружено, что большинство клеток взрослого организма-эукариота содержат 10—20 тысяч видов мРНК. Это чрезвычайно много. Кроме того, разнообразие пре-мРНК оказалось больше этого числа еще в 5—10 раз. Это различие между ядерной и цитоплазматической мРНК объясняется процессингом, в частности — вырезанием интронов (некодирующих последовательностей внутри гена). Однако имеется, видимо, весьма большая диспропорция между количеством копий у разных мРНК. Большинство транскрибируемых генов имеет всего 1—10 копий молекул мРНК на клетку, и лишь очень немногие гены представлены несколькими тысячами копий мРНК. Хотя в настоящее время нет методов обнаружения ферментов в концентрации порядка нескольких молекул на клетку, можно быть почти уверенным, что по крайней мере часть информационной РНК, представленной несколькими копиями на клетку, транслируется (Paul, 1981; Chandebais, 1981; Нейфах, Лозовская, 1984).

Согласно гипотезе, защищаемой Бриттенем и Давидсоном, на уровне транскрипции у эукариотов в отличие от прокариотов происходит только частичная регуляция и поэтому мРНК может синтезироваться на многих или даже всех генах. Главная же регуляция имеет место на посттранскрипционном уровне во время процессинга. Как бы там ни было, пишут Нейфах и Лозовская (1984, с. 108), создается впечатление, что для регуляторного аппарата организма, запирающего гены, характерно некоторое несовершенство (по-английски "leaky" control — что-то вроде неплотно прикрытых, подтекающих кранов). Интересно то, что на разных стадиях развития животного количество слабо работающих генов сильно различается. По ходу развития оно уменьшается от 20—40 тысяч в начале до 2—3 тысяч во взрослом организме. Указывает ли это, что по ходу развития разрешающая способность аппарата управления увеличивается? Пока рановато делать категорические заключения на этот счет.

С обсуждаемой проблемой близко связан и вопрос об отношениях между аллельными

генами. Как известно, большинство генных мутаций являются рецессивными. Иногда это мутация, приводящая к образованию бессмысленного триплета или исключаящая экспрессию гена другим путем, но значительная часть изменений на уровне гена приводит к появлению в цитоплазме измененного продукта — РНК или белка. С учетом того, что говорилось выше, можно думать, что оба аллеля — „дикий" и мутантный — проявляют активность вплоть до образования генных продуктов, и вопрос о «старшинстве» решается уже на посттранскрипционном или даже посттрансляционном этапах. Иными словами, доминантность и рецессивность не есть свойство генов как таковых, это скорее результат взаимодействия генных продуктов, фенотипа. Данные, полученные генетиками в последние годы, особенно с использованием методов выявления алло- и изоферментов, подтверждают этот вывод: в гетерозиготах часто происходит синтез обоих видов мРНК и белка, т. е. имеет место кодоминирование (Митрофанов, 1977; Левонтин, 1978). Возможно, что в фенотипе преимущественно проявляется тот аллель, продукт которого с большей эффективностью или скоростью катализирует данную реакцию. Такая мысль высказывалась в свое время еще С. Райтом. Эта точка зрения находит поддержку в новейших исследованиях (Конюхов, Нончев, 1981).

Не исключена возможность, что окончательный исход отношений между аллелями решается только в процессе межклеточных взаимодействий. Скажем, хорошо известный феномен аллельного исключения наверняка обусловлен подавлением одного из двух клонов клеток при развитии гетерозиготного организма. Такой механизм доминирования действительно обнаружен в случае генных продуктов внутриклеточного действия (Корочкин, 1977). В поддержку этого предположения говорят и данные, полученные на химерных животных. Химеры мышей, сконструированные путем соединения бластомеров «дикий» и мутантной линии, несущей рецессивные гены в гомозиготном состоянии, по внешним признакам неотличимы от соответствующих гетерозигот. Примечательно, что мутантные признаки проявляются в фенотипе химеры лишь в том случае, когда основная масса клеток ткани относится к мутантному типу (Мак-Ларен, 1979).

Существуют ли избыточные клетки, ткани, органы или же генотипом особи предписаны строго определенное число клеток и жесткая морфология? К. Г. Газарян и Л. В. Белоусов (1983) на эти вопросы отвечают следующим образом. Только у немногих, весьма примитивных животных имеется строго заданное число клеток, каждая из которых расположена в определенном месте и выполняет строго определенную функцию. Но у подавляющего большинства животных поклеточная точность утрачивается еще на ранних этапах развития эмбриона, и эмбрионы с идентичным генотипом могут сильно различаться по численности клеток в тканях. Многие примеры говорят о том, что поведение отдельных клеток иногда бывает трудно предсказуемым и даже независимым друг от друга, что видно хотя бы на примере процессов гастрюляции.

Что касается органов и тканей, то тут порядка намного больше, и предсказать время, место и окончательную форму развивающегося органа куда легче, нежели судьбу отдельной клетки. Как полагают К. Г. Газарян и Л. В. Белоусов (1983, с. 248), наличие макропорядка при явном отсутствии микропорядка — это характерная для организма черта. Особи разных видов, даже не очень родственных, обладают очень сходными чертами развития и планами строения на уровне органов и тканей, хотя хорошо известно, что на биохимическом и цитологическом уровнях сходства между ними куда меньше.

Изложенный выше материал говорит о том, что части организма в своем поведении все-таки не являются в полной мере детерминированными «сверху», со стороны клеточных и надклеточных способов контроля. Макромолекулы и клетки располагают некоторой свободой действий. Причем создается впечатление, что управляющие системы многоклеточных эукариотов довольно строго следят за работой органов и тканей, менее строго — за действием клеток и составом белков в них, и совсем слабо контролируют процессы транскрипции.

С целью более строгого теоретического анализа этих фактов введем несколько новых

понятий. Во-первых, полезно иметь представление о степени активности гена. Будем считать, что „молчащий“, недействующий локус ДНК имеет нулевую активность. Появление генного продукта (пре-мРНК, рРНК, тРНК, мРНК или белка) можно рассматривать как усиление генетической информации — активацию гена. Его активность в организме может быть дополнительно усилена путем увеличения количества копий генного продукта в расчете на клетку, а также с помощью митотического деления клеток-носителей, т. е. образования соответствующей ткани. При этом количество данного продукта в организме может быть с нуля доведено до миллиардов копий. Принцип усиления генетической информации впервые был введен в генетику Н. В. Тимофеевым-Ресовским.

Можно предложить еще термин порога чувствительности, или разрешающей способности, аппарата управления. Введение его оправдано тем обстоятельством, что, как было показано выше, управляющие механизмы, по всей видимости, индифферентны по отношению к слабым и чувствительны к более значительным изменениям внутренней среды. Как было показано в разд. 3.4.1., при постепенно увеличивающемся отклонении существенных переменных внутренней среды от нормы сначала включаются локальные механизмы управления и лишь при особенно сильных воздействиях вовлекаются гормоны и ЦНС. Эти факты прекрасно освещают понятие пороговых эффектов. Таким образом, порог чувствительности, или просто порог — это активность элемента системы, при превышении которой он начинает испытывать подавляющее или стимулирующее влияние со стороны управляющих механизмов системы. Допустим, к примеру, что клеточные способы контроля могут быть индифферентны к присутствию в клетке 1—2 копий ненужного в данный момент белка, но при увеличении числа копий, скажем, до 100, контроль срабатывает, и процесс трансляции приостанавливается. Эти рамки (0—100 копий на клетку), а вернее — их верхняя точка и есть порог чувствительности.

Тот факт, что локальные механизмы управления включаются раньше, чем эндокринные железы и ЦНС, говорит еще об одной чрезвычайно важной особенности организма как системы: похоже, что локальные механизмы контроля имеют более низкий порог, чем те, которые контролируют работу всего организма. Данная мысль может быть проиллюстрирована схемой контроля над уровнем сахара в крови (рис. 5). Видно, что порог подсистемных механизмов составляет часть порога механизмов вышестоящих уровней. К этому весьма гипотетичному выводу мы еще вернемся.

Как подчеркивалось выше, одним из условий конкуренции является избыток структур или же дефицит ресурсов. Мы видели, что в многоклеточном организме присутствуют участки ДНК, молекулы РНК и белка, вроде бы не выполняющие никаких функций, т. е. в некотором смысле избыточные. Может ли такое несовершенство аппарата управления служить предпосылкой для возникновения истинно конкурентных отношений между частями организма? Положительный ответ на этот вопрос привел бы, возможно, к возрождению представлений В. Ру и А. Вейсмана о „внутреннем отборе“.

Ввиду отсутствия строгого контроля над внутриклеточными процессами наличие конкурентных связей следует ожидать в первую очередь именно здесь. Как следует из обзора Э. Гофмана (1971), субстрат и ингибитор могут конкурировать из-за дефицита мест на ферментной молекуле. При избытке субстрата и небольшой концентрации ингибитора происходит полное вытеснение ингибитора из его комплекса с ферментом. Подобный тип конкурентного торможения наблюдается в тех случаях, когда субстрат и ингибитор химически сходны. Другим случаем конкурентного торможения является ингибирование продуктами реакции. Здесь продукт реакции действует на фермент и вытесняет субстрат из активного центра молекулы. Часто наблюдается также конкурирование двух или большего числа ферментов за один субстрат. Это особенно характерно для мест разветвления путей обмена. Например, конкуренция наблюдается из-за глюкозо-6-фосфата, пировиноградной кислоты, ацетил-КоА. При определенных условиях (наличии субстрата, аэробнозе, анаэробнозе) друг с другом могут конкурировать несколько путей обмена. Еще одним типом конкурентных отношений между молекулами считается аллостерическое влияние на

активность фермента, под которым понимается действие на фермент соединений, по своей природе не похожих ни на субстрат, ни на продукт.

В отличие от случая конкуренции особей, вытеснение одного фермента другим трудно достижимо главным образом потому, что ферменты не обладают самостоятельными способами репродукции и активными механизмами взаимодавления. Молекулы почти всех ферментов постоянно саморазрушаются — это их естественное поведение, и новые молекулы могут быть синтезированы лишь с помощью информационных матриц ДНК и РНК. Даже если элиминацию молекулы способны убыстрять каким-либо образом другие молекулы, синтез мРНК и белка на данной матрице может быть возобновлен в любой последующий момент. Так что термин конкуренции по отношению к взаимоотношениям между молекулами носит весьма условный характер.

О наличии конкуренции между клетками можно судить по фактам естественной гибели клеток. Конечно, это не прямой и даже не однозначный метод. Тем не менее интересно, что в ходе эмбриогенеза позвоночных животных вполне обычна гибель подчас значительной массы клеток (Корочкин, 1977). Причем характерно, что гибель можно предотвратить, если, не дожидаясь ее, клетки изолировать или пересадить в другие участки эмбриона (Зуссман, 1977). Значит, фактор гибели привносится извне, а не запрограммирован самой клеткой. Особенно отчетливо смена клеточных популяций в ходе онтогенеза была продемонстрирована в случае смены типов гемоглобина у амфибий. Интересный пример конкуренции между клетками нервных узлов описан Перри и Линденом (Perry, Linden, 1982). Оказалось, что эти клетки конкурируют между собой из-за афферентов в ходе регенерации развивающейся сетчатки, следующей за искусственным повреждением ганглия. Создающийся в начальных фазах регенерации избыток клеток, не успевших образовать достаточного числа контактов с афферентами, гибнет.

Примером конкуренции клеточных клонов может служить явление аллельного исключения. Оно состоит в том, что в организме гетерозиготы содержатся две популяции клеток, несущие разные аллельные продукты, хотя в отдельной клетке содержится всего один из них. Скажем, лимфоидная ткань животных, гетерозиготных по тому или иному локусу иммуноглобулинов, представлена двумя конкурентно развивающимися популяциями клеток. Вполне возможно, что эти популяции подвергаются отбору со стороны антител, в результате меняется частота аллелей, находящихся в действии (Корочкин, 1977). Предполагается, что из одной стволовой клетки гетерозиготной особи Aa получают примерно в равном соотношении клетки A и клетки a , ибо при каждом акте подавления выбор определяется случаем. Затем, по мере развития, происходит отбор, в результате которого возможно доминирование одного из клонов.

Пожалуй, наибольшее распространение гипотеза конкуренции и отбора клеточных клонов получила в иммунологии. Например, Барнет и Ледерберг объясняют отсутствие конфликта между иммунными системами родителем и развивающейся зиготе следующим образом. В раннем онтогенезе имеется большое разнообразие иммунологически компетентных клеток, т. е. клеток, способных синтезировать специфические антитела против определенных веществ и структур. Клетки, которые могут создавать антитела против веществ собственного организма, сначала реагируют с этими веществами) затем каким-то образом сенсбилизируются и гибнут. Сохраняются лишь клетки, не нашедшие себе „партнера“. Если эта гипотеза истинна, тут мы имеем случай своеобразного внутреннего отбора, основанного на наличии избытка клеток и их избирательной гибели.

Особенно ценные сведения о характере взаимоотношений между клетками многоклеточного организма получены с использованием химер животных (Мак-Ларен, 1979). Химера — это организм, составленный из двух или более популяций клеток, берущих начало от двух или более разных зигот.

Агрегационные химеры первоначально содержат двойной набор клеток, и тем не менее на более поздних стадиях эмбриогенеза вес плода и органов не отличается от нормы. Это еще один аргумент в пользу сравнительно большой строгости контроля над морфологией тканей

и органов.

С использованием химер мышей и ряда других животных были получены прямые доказательства наличия в эмбриогенезе отбора клеточных клонов.

Как случай крайне острого антагонизма между клетками можно рассматривать опухолевый рост. Наиболее характерными для злокачественного роста являются две особенности: не поддающееся контролю деление раковых клеток и перестройка их биохимии.

В норме, видимо, существует какой-то способ остановки клеточного деления, когда оно не требуется. Скорее всего, этот контроль является над клеточным и осуществляется благодаря иммунной, гормональной или нервной системам. Возможно задействование и клеточных контактов. Известно, скажем, что нормальные клетки животного на питательной среде делятся до тех пор, пока не образуется сплошная пленка толщиной в одну клетку. Контакты поверхностей клеток вызывают существенное снижение темпов синтеза ДНК, РНК и белка. Это сопровождается торможением роста („контактное торможение"). Раковые клетки не дают такого эффекта.

Иммунная система, как полагают Зюссидр (1977), играет чрезвычайно важную роль в подавлении раковых клеток. Замечено, что при длительном введении иммунодепрессивных средств у животных чаще возникают опухоли. В норме все клетки взрослого организма находятся под иммунным надзором, т. е. они вынуждены продуцировать свои, свойственные им как специализированным клеткам, белки. Однако опухолевые клетки, как раннеэмбриональные и регенерирующие, часто бывают нечувствительными к иммунной системе организма. Оказалось, что на поверхности раковых клеток содержится определенное вещество - фибриноидная пленка, препятствующая иммунным реакциям.

Вообще говоря, возможны всего две „глобальные" причины ракового роста: дефекты надклеточных механизмов, контролирующих процесс деления клеток и их функциональный статус, а также перерождение самой клетки. В пользу второй возможности говорит, например, тот факт, что некоторые опухоли можно перевести от животного к животному. Однако известно, что повреждение кроветворной ткани, ведущее к ослаблению иммунитета, тоже часто заканчивается раковым перерождением.

В пользу внешней по отношению к самой раковой клетке причины малигнизации говорят данные, полученные с применением химерных животных. В опытах на инъекционных химерах мышей было показано (В. Mintz, К. Umensee, см. Мак-Ларен, 1979), что донорские клетки тератокарциномы, изъятые из опухолей *in vivo*, могут участвовать в построении не только соматических, но и половых тканей химеры: от химерных самцов было получено потомство, которое могло возникнуть только при участии сперматозоидов, ведущих свою родословную от опухолевых клеток, когда-то введенных в бластоцисту реципиента.

3.4.3. Взаимосвязь генотипа с фенотипом

Перейдем к обсуждению механизмов взаимодействия фенотипа и генотипа, а также генов между собой. Этот вопрос имеет кардинальное значение для теоретической биологии и теории адаптации в частности. Начиная с работ А. Вейсмана и Г. Менделя, в биологии укрепилась вера в то, что существует однонаправленная причинность от хромосом к признакам, от генов к белкам, и поэтому приобретенные в ходе онтогенеза фенотипические признаки не могут быть переданы потомству. До сих пор некоторые биологи рассматривают генотип зиготы как программу развития и поведения организма, действующую по аналогии с программой для компьютера. Более того, в последние десятилетия геноцентрическая точка зрения зашла так далеко, что некоторые ученые начали трактовать организмы лишь как приспособления, изобретенные и управляемые генами в их борьбе за сохранение и представительство в генофонде (напр., Dawkins, 1976). Такой поворот событий был спровоцирован главным образом во многом кажущимися успехами математической теории популяционной генетики, которая кроме идеи об однонаправленности потока информации возродила представление о конкуренции между наследственными детерминантами. От идеи, согласно которой гены одного и того же генофонда конкурируют за представительство в следующих поколениях, не так далеко до представления о конкуренции генов в ходе

онтогенеза.

Учитывая такую предысторию, нетрудно понять мотивы, вызвавшие появление гипотезы об „эгоистических" ("selfish") последовательностях ДНК. Речь идет о недавно обнаруженных повторяющихся последовательностях, представленных в геноме сотнями и тысячами копий. Сразу же возникла мысль, что ДНК способна к производству многих копий вопреки потребностям организма и даже во вред ему. Согласно этой точке зрения, единственная функция этих участков ДНК состоит в быстрой саморепликации. Это гены-„паразиты". Вдобавок появилась идея о наличии в геноме генов-„шерифов", которые препятствуют проявлению нежелательных эффектов, вызываемых генами-„эгоистами" (Rothstein, Barash, 1983).

Фактами, свидетельствующими о наличии конкуренции между генами, принято считать и случаи презиготического отбора (Демин, 1982). В случае отбора на стадии гаметогенеза его называют мейотическим драйвом, на стадии транспорта или конъюгации гамет -гаметическим отбором. Гетерозигота Аа во время мейоза обычно продуцирует равное количество гамет А и а типов. Если это условие нарушается, имеет место мейотический драйв, если же гаметы образуются в соотношении 1:1, но имеют разные шансы на оплодотворение, это — гаметический отбор. В обоих случаях менделевские соотношения при наследовании нарушаются. Презиготический отбор обнаружен у кукурузы, табака, лилейных, дрозофилы, некоторых бабочек, комара, домовой мыши, овец, крупного рогатого скота, а также у человека.

У многих видов животных и растений мужские половые клетки продуцируются в избытке по сравнению с количеством женских гамет. Кроме того, момент транспортировки и конъюгации гамет — это самое «узкое место» в онтогенезе в том смысле, что в этот момент гаметы покидают организм, освобождаясь от его контрольных механизмов. Эти два условия, видимо, достаточны для возникновения конкуренции между мужскими гаметами. И если к тому же наблюдается еще и изменчивость спермиев по признакам, определяющим успех их транспортировки и конъюгации (а сейчас господствует мнение, что почти нет таких признаков, по которым внутривидовая гетерогенность отсутствовала бы), гаметический отбор обеспечен. Эмпирические данные, полученные на растениях и животных, указывают на реальность такого рода отбора.

Интересен и другой аспект. Иногда может возникнуть ситуация, когда тот же ген, подхваченный презиготическим отбором ввиду сообщаемой им повышенной эффективности оплодотворения, позже, в ходе индивидуального развития проявляет и другое, плейотропное действие нежелательного характера. В этом случае может возникнуть конфликт между презиготическим и зиготическим (индивидуальным) отборами.

Примером такого рода конфликта является поведение t-аеаеу у домашних мышей, изученного JL Дэнном (1977). Он показал, что половина особей в природных популяциях мышей гетерозиготна по мутации t, которая приводит к гибели в гомозиготном состоянии. Столь большая частота аллеля, учитывая ее вредность для гомозигот, была, конечно, совершенно непонятна. При дальнейшем исследовании выяснилось, что спермин с аллелем t проворнее обычных спермиев, поэтому они первые достигают яйцеклетки. Таким образом, t-оказываются более конкурентоспособными, чем обычные. И этого выигрыша при оплодотворении им хватает, несмотря на летальность гомозигот, для сохранения столь высокого уровня гетерозигот.

Аллели, которые изменяют нормальный ход мейоза в свою пользу, называют искривляющими (distorting). Известно, скажем, что у самцов некоторых популяций дрозофилы содержатся почти исключительно только X-спермии. В результате этими самцами производятся главным образом потомки женского пола, что ведет к снижению приспособленности популяции. Полагают, что этот эффект вызывается мейотическим драйвом половых хромосом, а точнее — некоторых генов, представленных в половых хромосомах. Эти гены, видимо, искривляют ход мейоза таким образом, что Y-тозоиды становятся дефектными. Как полагают некоторые авторы (Leigh, 1977; Alexander, Borgia, 1978), обычное соотношение полов 1:1 не есть

автоматическое следствие симметрии в мейозе, а представляет собой отражение динамического равновесия между конкурирующими генами и хромосомами. Другим примером мейотического драйва может быть SD (segregation distorter) мутация у дрозофилы. Она была обнаружена Ю. Хирицуми в 1956 г., а потом другими учеными в разных географических районах. Выяснилось, что 90—100% спермиев у самцов-гетерозигот по SD содержат этот аллель, в то время как нормальный аллель представлен всего в 0—10 случаях из 100. Гомозиготы по SD оказались маложизнеспособными или стерильными. Было ясно, что SD-аллель искривляет ход мейоза, и этим избегает вытеснения из популяции. Позже оказалось, что нарушение осуществляется еще в ходе гаметогенеза, при контакте гомологичных хромосом в мейозе. SD- каким-то образом повреждает свой нормальный гомолог. И все-таки индивидуальный отбор не позволяет, чтобы частота S признака поднялась выше критического для популяции уровня: в природных популяциях она не превышает 5% (см. Crow, 1979).

Гаметический отбор и мейотический драйв многими продолжают рассматриваться как случаи конкуренции между генами или хромосомами одного и того же генотипа. Мол, одни гены в „эгоистических" целях заставляют свои гаметы быстро передвигаться при оплодотворении, в то время как имеются и такие, которые повреждают конкурентов при прямых контактах в мейозе — в любом из этих случаев по сути идет отбор генов или хромосом. Однако более оправданным можно считать прямо противоположную трактовку, речь идет о мутации в соматической ткани, задача компенсации становится еще более легкой: мутантная клетка может быть попросту элиминирована. Тканевый уровень располагает своими механизмами компенсации. Иллюстрацией может послужить пример с триплоидными цыплятами. Размеры эритроцитов у них в 1,5 раза больше обычных. Содержание РНК и ДНК тоже выше. Однако концентрация гемоглобина в крови у диплоидных и триплоидных особей не различается, так как концентрация эритроцитов у триплоидов меньше (Abdel-Nameed, 1972). Еще один пример: многие гетерозиготы по дефектным ферментам имеют только половину той активности, которая присуща гомозиготе по „дикому" аллелю, хотя сама гетерозиготная особь не проявляет обычно никаких признаков дефектности. Механизмы компенсации в этих случаях могут быть самыми разными. Приведенные факты указывают, во-первых, на то, что взаимнооднозначного соответствия между генотипом и фенотипом не существует. Разные генотипы могут дать сходные фенотипы. Помня о правиле „отсутствия порядка на микроуровне и наличия его на макроуровне" (см. с. 88), можно заключить, что предполагаемое сходство должно увеличиваться с продвижением от молекулярного до органного уровня. Конечно, нельзя проигнорировать возможность того, что один и тот же генотип в ответ на действие факторов внешней среды способен к продуцированию разных фенотипов. Во-вторых, по всей видимости, фенотип способен к самостоятельным действиям над активностью своего генома с „целью" сохранения целостности и постоянства своих наиболее существенных характеристик (гомеостаза). Следует думать, что устойчивость генотипа находится в полной зависимости от стабильности фенотипа, ибо, несмотря на различия зигот в наборах генов, они стремятся приводить организм к сходному конечному результату, наиболее выгодному с точки зрения выживания. И наконец, этот материал можно интерпретировать как свидетельство того, что в отличие от чисто случайного характера изменений на уровне генов стабильный генный продукт (фенотип), видимо, не может быть продуцирован чисто случайно. Мутагенез случаен, мутантогенез — нет. Мутанты носят на себе отпечаток ограничений, налагаемых развивающимся организмом на поле возможностей, задаваемое мутациями. К этим выводам, пока еще слабо подкрепленным вышеизложенными фактами и теоретическими выкладками, нам еще придется вернуться ввиду их чрезвычайной важности в плане задач теоретической биологии.

В связи с этим необходимо затронуть еще одну, весьма большую тему. Организм представляет собой, безусловно, высокоинтегрированное целое. Кроме целостных реакций на внутренние возмущения, исходящие от генома, о которых шла речь, организмы способны к весьма

целестремленным, строго направленным перестройкам в ответ на внешние раздражения. В обоих случаях, видимо, невозможен изолированный, строго локальный ответ; реакция одного органа или ткани немедленно отражается на состоянии других, выводя их из стадии относительного покоя (хотя, как уже отмечалось, части организма обладают некоторой свободой действия). На все пертурбации организм реагирует как нечто целое, по крайней мере на макроуровне. К сожалению, именно эти факты послужили поводом для появления таких понятий, как „взаимодействие генов“, «единство генотипа», „генетический гомеостаз“ (Майр, 1974; Lerner, 1954). Последний состоит в способности популяции возвращаться к исходному, „дикому“ генотипу после прекращения направленного отбора. Без особого ущерба для генетики и с пользой для общего дела эти термины следовало бы заменить соответственно на „взаимодействие генотипа и фенотипа“, „единство организма (генотипа и фенотипа)“ и „гомеостаз индивидуального развития. По крайней мере в этом случае путаницы бы несколько поубавилось.

Дело, конечно, не только в терминах. Так, Майр (1974, с. 203) пишет: „Ослабление отбора в пользу нового фенотипа делает возможным хотя бы частичный возврат посредством естественного отбора к исторически сложившемуся сочетанию (генов — Л. Э.), которое обеспечивало максимальную приспособленность, в частности возврат к гетерозиготным комбинациям. В качестве побочного продукта при этом частично восстанавливается первоначальный фенотип“ (выделено мною - Л. Э.). Более правильным следует считать как раз обратное толкование „генетического гомеостаза“: отбор идет по фенотипу, а в качестве побочного (хотя это слово и не очень подходящее) продукта восстанавливается первоначальный генотип.

3.4.4. Взаимодействие генотипа и фенотипа в ходе индивидуального развития

Перейдем к описанию процесса индивидуального развития. Тут, опять же, основное внимание будет сосредоточено на взаимоотношениях генотипа и фенотипа.

Пожалуй, наиболее важный на сегодняшний день вопрос в биологии индивидуального развития состоит в том, каким образом осуществляется управление дифференцировкой и морфогенезом, т. е. какого рода ограничения накладываются на каждом из этапов развития. Несомненно то, что одним из факторов, ограничивающих разнообразие структур и функций, является генотип, полученный зиготой от родителей. Долгое время господствовало мнение, что в генах зиготы записана буквально вся информация о признаках развивающегося и взрослого организма. Иными словами, предполагалось, что управление онтогенезом осуществляется только „снизу“ генами и что в них закодирована не только структура белков, но и информация о времени, месте и даже скорости их синтеза. Позже, однако, пришло понимание того, что на уровне генотипа, унаследованного от родителей, существует некоторая неопределенность, ликвидируемая фенотипом самостоятельно. Так зародилась эпигенетическая точка зрения, акцентирующая внимание на взаимодействии генных продуктов, в ходе которого, как предполагалось, и накладываются дополнительные ограничения на ход развития.

Эпигенетическую точку зрения легко проиллюстрировать на примерах образования пространственной структуры макромолекул. Линейная последовательность кодирующих триплетов в гене однозначно определяет лишь последовательность аминокислот в кодируемой геном полипептидной цепи. Трехмерная конформация белковой молекулы представляет собой результат самопроизвольного свертывания, исход которого зависит от самой первичной структуры, рН, ионной силы, природы растворенных веществ, а также способности молекул воды образовывать водородные связи (Ленинджер, 1976, с. 853). Полипептидная цепь содержит как гидрофильные, так и гидрофобные группы; последние при свертывании норовят оказаться внутри клубка. Молекулы же воды ведут себя так, чтобы образовалось максимальное число водородных связей. В результате продуцируется структура с минимумом свободной энергии и максимальной устойчивостью при данных условиях раствора. Схожим образом, путем самопроизвольного свертывания, осуществляется и процесс ассоциации полипептидных цепей, т. е. формирование четвертичной структуры.

Конфигурация мультиферментных комплексов (пятеричная структура) уже зависит не только от свойств раствора и первичной структуры каждого из ферментов, она является продуктом специфического взаимодействия молекул этих ферментов. Не и включено, что изолированные ферменты утрачивают свою активность из-за нарушения конформации молекулы, которая „корректируется“ при образовании мультиферментного комплекса. Если не считать разного рода слабых связей, вовлеченных в образование формы комплекса, сам процесс идет по типу самосборки, без чьей-либо помощи.

Липиды и белки клеточных мембран удается в ряде случаев отделить друг от друга; последующее их смешивание может в определенных условиях привести к самопроизвольной сборке мембран. Выделенные из мембран специфические ферменты также могут быть возвращены в мембрану *in vitro*. Простым смешиванием компонентов в специальном буферном растворе легко удается реконструировать также 30S-субчастицы рибосом, содержащие одну молекулу 16S-РНК и около 20 молекул белка. Более крупные надмолекулярные структуры (митохондрии, сами клетки), по-видимому, не могут формироваться целиком путем самосборки. В этих случаях, как полагает Ленинджер (1976, с. 857—867), в организме должна присутствовать структура-предшественник.

Поведение клеточных смесей может быть схожим с взаимодействием молекул. Эмбриологам хорошо известно, что в случае, когда эмбриональные ткани подвергают диссоциации на отдельные клетки, а затем перемешивают их, клетки проявляют способность рассортировываться так, что в конце концов клетки одного типа собираются вместе, отмежевываясь от другой ткани. Они ведут себя наподобие несмешивающихся жидкостей. Если принадлежащие разным видам высших животных клетки разных органов перемешать, то они сортируются не по видовой принадлежности, а в соответствии с принадлежностью к тому или иному органу. Например, клетки будущей сетчатки, изъятые из эмбрионов мыши и цыпленка, образуют общий агрегат и в дальнейшем не рассортировываются, а дифференцируются в единую ткань сетчатки. Будущие мышечные клетки мыши и крысы даже сливаются, формируя гигантские многоядерные клетки, в которых позже появляются мышечные волокна (Зусман, 1977, с. 196). М. Стейнберг (M. Steinberg) исследовал взаимодействие шести типов эмбриональных клеток цыпленка *in vitro* и обнаружил, что любые две ткани, находясь в контакте, ведут себя вполне закономерным образом: клетки одного типа располагаются внутри клубка из клеток другого типа. Изучив поведение всех 15 возможных комбинаций, он пришел к выводу, что поведение клеток в смеси определяется свойствами их поверхностей: все изученные ткани расположились в один ряд, крайние позиции которого занимала ткань с самыми прочными поверхностными контактами и с наиболее слабыми. При этом клетки с более прочными контактами норовят собираться внутри агрегатов, а с более слабыми — на поверхности. По всей видимости, при самосборке клетки двигаются относительно друг друга, во время поверхностных контактов как бы проверяя, „тот“ или „не тот“ сосед. Чем прочнее контакт, тем дольше он удерживается и реже нарушается. Такое движение происходит до тех пор, пока не возникает наиболее стабильная структура с максимальным числом прочных контактов и, значит, минимумом свободной энергии.

Возможно ли перенесение этих наблюдений в сферу естественно проходящего морфогенеза? В какой-то мере — да. Как пишут А. А. Нейфах и Е. Р. Лозовская (1984, с. 176), «кажется вероятным, что и в нормальном эмбриональном развитии клетки контактируют друг с другом так, что всегда образуют наиболее стабильные контакты». Этот вывод они подкрепляют описанием экспериментов с одними из наиболее примитивных многоклеточных — губками. Организм губок состоит из нескольких типов клеток, и если их отделить одну от другой и перемешать, а затем дать покой, то через некоторое время они опять собираются во вполне жизнеспособный многоклеточный агрегат. С учетом этого материала можно предположить, что роль генотипа в образовании многоклеточных агрегатов сводится к детерминации изначальных условий, определяющих адгезивные свойства клеточных поверхностей, остальное же делает физика контактов.

Как следует из вышеприведенных данных о самосборке, законы термодинамики могут служить орудием объяснения и прогноза некоторых моментов индивидуального развития. Не исключено, что начальные фазы дробления яйцеклетки тоже подчиняются этим законам, даже более того — направляются ими. По крайней мере, таково мнение Б. Гудвина и его коллег (Goodwin, 1981; Goodwin, Webster, 1981). Они рисуют следующую картину раннего развития. Голобластическое дробление яйцеклетки можно рассматривать как процесс расщепления сферы, идущий по плоскостям наименьшего сопротивления. Иными словами, эволюция онтогенеза привела к тому, что дробление идет с наименьшими потерями энергии. Этот критерий требует, чтобы при заданном числе клеток (бластомеров) общее число поперечных и продольных сечений, приведших к появлению клеток, было минимальным. Допустим, к восьмиклеточной стадии можно прийти четырьмя теоретически мыслимыми способами: сделав два продольных, перпендикулярных друг другу сечения и одно поперечное (по экватору); одно продольное и три поперечных; четыре продольных; семь поперечных. Критерий минимума потерь энергии требует, чтобы развитие шло по первому пути. Этот вывод находит подтверждение в реальных фактах. Анализ более поздних стадий дробления, проведенный авторами, показывает, что кроме энергетического критерия действуют и другие источники ограничений, в частности чисто биологического плана. Окончательный вывод, к которому приходят авторы, носит весьма общий характер: гены не определяют плана строения эмбриона, они ответственны лишь за исходный материал, строительные блоки. В качестве же генератора формы выступают имманентно присущие биологическим объектам организационные принципы (а некоторые из них присущи и неживому миру), снижающие разнообразие форм до единственной, наиболее оптимальной. Изначальные потенции частей зародыша, как правило, намного шире тех, которые реализуются. Сужение потенции идет от целого к частям, иными словами — в ходе взаимодействия частей. Это было замечено еще Г. Дришом. Классическим примером служит развитие личинок морского ежа. Нормальных личинок можно получить даже из разделенных, а затем беспорядочно перемешанных бластомеров. При этом ход развития нарушается, хотя конечный результат оказывается тем же. Например, кишечник образуется не путем инвагинации, как обычно, а по-другому. Иногда даже личиночный скелет возникает раньше, чем покровы личинок, что тоже необычно. Фактором дифференцировки выступает само положение клеток относительно целого. Скажем, если вовремя развития высших млекопитающих на стадии 16 бластомеров клетка окажется снаружи, ее развитие пойдет в сторону трофобласта, а если внутри — в сторону тела самого зародыша. Экспериментальное перемешивание бластомеров на этой стадии меняет судьбу отдельных клеток, но не закономерности развития целого. Это свойство зародыша приводит к тому же конечному состоянию совершенно различными путями называют эквивинальностью. Из этих и аналогичных наблюдений следует, что судьба части зависит от результатов ее взаимодействия с остальными частями. Г. Дриш сформулировал это так: „Перспективное значение каждого элемента (...) есть функция его положения в целом". Позже данная идея переросла в гипотезу позиционной информации, выдвинутую Л. Вольпертом (L. Wolpert).

Онтогенезу многих организмов предшествуют События, во многом являющиеся игрой случая. Речь идет в первую очередь о вкладах, раз множающихся половым путем. Так, кроссинговер ведет к рекомбинации генов в группах сцепления. Редукционное деление перетасовывает сами группы сцепления (хромосомы) между собой. И наконец, во время полового контакта идет перегруппировка целых гаплоидных наборов, тоже не поддающаяся прогнозу. Положение усугубляется еще и тем, что отобранные по ходу онтогенеза генотипы родителей снова расчлениаются в потомках, причем с учетом факта множественного аллелизма невозможно предсказать, какие два аллеля из куда большего их числа в популяции встретятся вместе. Вдобавок имеется некоторая, вполне определенная вероятность появления у потомка новой мутации, кстати, тоже подчиняющейся случаю. Нет ничего удивительного в том, что каждая особь таких видов — уникальна.

Тем не менее собранные на протяжении многих лет биологами данные говорят о том, что

индивидуальное развитие представляет собой строго канализированный, эквивинальный, т. е. явно детерминированный процесс. Впечатление целенаправленности онтогенеза было настолько сильным, что Г. Дриш не удержался перед соблазном присовокупить сюда жизненную силу, которую он называл энтелехией.

Сопоставление этих двух групп фактов дает один из наиболее интригующих биологических парадоксов: трудно объяснить, каким образом из хаоса, предшествующего онтогенезу, образуются вполне жизнеспособные, причем удивительно однообразные, по крайней мере, по внешнему виду особи. Назовем этот феномен онтогенетическим парадоксом. В чем его объяснение?

Как нам кажется, совершенно невозможно понять этот феномен, исходя из представления об однонаправленности потока генетической информации. Куда легче это сделать с эпигенетических позиций, особенно с учетом возможности активного воздействия формирующегося фенотипа на работу своего генотипа. Скажем, можно предположить, что индивидуальное развитие начинается с „инвентаризации" всех генов, полученных от родителей, проверки их на пригодность. Конечно, вовсе не обязательно, чтобы все они проверялись одновременно, необходимо только, чтобы проверку прошли все, — и „плохие", и „хорошие" гены. Однако как узнать, „хороший" ген или „плохой", если он бездействует? Единственная возможность — дать всем им каким-то образом проявить себя в фенотипе. Следующим шагом должно быть взаимодействие продуктов этих генов и образование обратной связи — от фенотипа к генотипу, что проявится в избирательной активации генов с учетом устойчивости эмбриона как целого. В этом случае одни гены будут подавляться, а другие еще более активироваться.

Приведем некоторые эмпирические факты, которые могли бы подкрепить только что высказанную гипотезу. Известно, например, что в геноме морского ежа насчитывается около 40 тыс. генов, причем 37 тыс. активны в ооцитах (несозревших яйцеклетках), около 30 тыс. — на стадии бластулы, 12—15 тыс. — на стадии гастрюлы и плютеуса и 3—5 тыс. — в тканях взрослого организма. Интерес представляют и наблюдения, сделанные П. Перлманном (P. Perlmann) с коллегами на ооцитах ксенопуса. Было показано, что из 18 тыс. видов мРНК, представленных в ооците, только 1000 видов представлены большим числом копий, остальные же — всего несколькими копиями. Среди последних обнаружены, например, глобиновые мРНК и сами глобины (см. Нейфах, Тимофеева, 1978). Указания на присутствие в клетках неоправданно большого разнообразия не только мРНК, но и соответствующих белков пока немногочисленны, что объясняется, кроме прочего, отсутствием эффективных методов обнаружения специфических белков в концентрациях порядка нескольких молекул на клетку. Тем не менее «избыточные» белки уже обнаружены у некоторых организмов (см. Caplan, Ordah, 1978; Chandebois, 1981). На этом основании авторы приходят к убеждению, что дифференцировка клеток сводится к отбору предсуществующих в готовом виде ферментных систем; при этом одни гены активизируются еще более, в то время как другие частично или полностью подавляются. В результате только небольшая часть активных в начальных стадиях онтогенеза генов действует во взрослом организме. Кстати, эта точка зрения на природу дифференцировки была высказана М. Спигелем (M. Spiegel) еще в 1960 г., но отвергалась эмбриологами до тех пор, пока не появились более прямые свидетельства в ее пользу (Chan-debois, 1981).

В унисон этой гипотезе говорят и данные об изменении в ходе развития отношений между продуктами аллельных генов. Развитие гетерозигот показывает, что если в начале эмбриогенеза действие рецессивного аллеля заметно, то позже оно не проявляется (см. Конюхов, 1981).

В разделе 3.4.2 эти факты были представлены с целью иллюстрации утверждения о несовершенстве управления в организме ("leaky" control). Сейчас они приобретают дополнительный смысл. Возможно, это несовершенство лишь кажущееся. Видимо, оно является приспособлением, специально предназначенным для проверки фенотипом своих генов, тем более что это несовершенство почти исчезает к концу развития.

Как бы там ни было, но есть определенное основание полагать, что описанный выше онтогенетический парадокс обязан тому, что развивающийся фенотип способен самостоятельно контролировать активность своих генов. Несколько утрируя ситуацию, можно заключить; генотип предлагает, фенотип выбирает.

Несколько слов в отношении методов генной инженерии. В этой области до сих пор бытует вера в то, что достаточным условием успеха экспериментов прикладного характера, когда требуется сконструировать какой-либо организм с необычным для него фенотипом, является включение чужого гена или блока генов в генотип реципиента. Однако на фоне высказанных выше идей такая позиция выглядит весьма зыбкой. Эта точка зрения явно упрощена, ибо не учитывает активной роли систем фенотипического контроля в решении того, какой ген, когда, где и в какой степени должен себя проявить. Если чужой генетический материал, вернее — кодируемый им фенотип, не сможет коадаптироваться к фенотипу хозяина, он будет либо элиминирован, либо погибнет сам хозяин. Ю. Глеба (1982, с. 91), известный специалист в области парасексуальной гибридизации растений, по этому поводу полагает, что на уровне неорганизованно растущих гибридных клеток, полученных путем слияния протопластов двух разных видов, координированная работа обоих геномов вполне возможна. Но координация надклеточных процессов в отдаленных гибридах все же несовершенна, что иллюстрируют направленная элиминация и реконструкция хромосом в культурах гибридных клеток (несовершенство митоза) и дефекты морфологического строения организма отдаленных гибридов («монстры», обусловленные несоординированностью морфогенеза). Известно также (см. Зюсс и др., 1977), что появление раковой опухоли можно вызвать посредством межвидового скрещивания растений или животных.

Из этого, видимо, следует, что конструирование новых видов организмов с помощью генетического переноса должно опираться на знание физиологических механизмов контроля над экспрессией генетической информации.

Пора сделать кое-какие обобщающие заключения по поводу хода индивидуального развития в аспекте взаимоотношений фенотипа и генотипа. Наиболее общий вывод, следующий из вышеизложенного материала, был бы примерно такой: сейчас уже нет прежней уверенности в том, что гены определяют буквально все признаки развивающегося организма. Место, время и скорость синтеза специфического белка и даже суммарный состав белков организма — все эти параметры непосредственно не кодируются генотипом, скорее всего, они определяются в ходе взаимодействия генных продуктов, причем заново в каждый последующий момент. Даже третичная и четвертичная структуры белка несут на себе отпечаток действия всех или большинства других генных продуктов, ибо от типа и степени активности этих генов зависят свойства среды (рН, ионная сила, наличие водородных связей), которые и направляют свертывание по одному из многочисленных путей. Следовательно, детерминирующим пространственную конфигурацию фактором выступает по сути весь фенотип. Причем природа ограничений, накладываемых фенотипом на активность генотипа, такова, что организм стремится сохранить свою целостность и к тому же оптимизировать параметры. Под оптимумом здесь понимаются в первую очередь минимальные траты энергии, конечно, с учетом имеющихся структурных ограничений. Как мы видели, по крайней мере некоторые наиболее элементарные акты онтогенеза направляются термодинамического рода закономерностями. Таким образом, следует полагать, что генетическая информация, содержащаяся в зиготе, по своей природе многозначна даже с учетом влияния внешней по отношению к эмбриону среды. Эту информацию можно прочесть "множеством разных способов, получив огромное число маложизнеспособных «монстров», и фактором, сообщаящим информации истинный смысл, является сам развивающийся организм, активно управляющий работой своего генотипа. Точно так же слово, являясь частью имеющего смысл предложения, теряет значительную часть присущей ему в изолированном виде многозначности. Имеется смысл рассматривать развивающийся организм как подобие ультрастабильной системы. Согласно определению, данному У. Р. Эшби (1964, с. 203), это система, которая при небольших возмущениях упорно

возвращается в привычное для нее состояние устойчивого равновесия, а при больших изменениях скачкообразно покидает это состояние, чтобы путем проб и ошибок найти другую точку устойчивости. Таких точек у ультрастабильной системы может быть несколько. Примером ультрастабильности является такая последовательность поведенческих актов животного: проба в виде акта поведения, например, изменение местоположения — изменение внешней среды — сдвиг существенных переменных организма — оценка состояния этих переменных нервной системой — новая проба и т. д. Процесс адаптации будет продолжаться до тех пор, пока существенные переменные не окажутся в пределах нормы.

Генотип и фенотип развивающегося организма взаимодействуют, возможно, аналогичным образом: фенотип на протяжении всего онтогенеза стремится к некоторому наиболее устойчивому на данный момент состоянию, однако со стороны генотипа постоянно исходят „возмущения" в форме новосинтезирующихся генных продуктов. Причем концентрация последних может быть либо допороговой, т. е. нейтральной по отношению к фенотипу (слабые „возмущения"), либо надпороговой, требующей перестроек, коадаптации (сильное «возмущение"). В соответствии с этим фенотип ведет себя тоже двояко: слабое „возмущение" игнорируется, система сохраняет устойчивость, в то время как сильное может вести к потере устойчивости. Собственно говоря, в последнем случае возможны два дальнейших пути: активное подавление новопоявившейся функции и перевод ее обратно в до-пороговую зону либо коадаптация всех надпороговых генных продуктов с учетом новопоявившегося. Процесс коадаптации, в ходе которого и будет осуществляться поиск новых устойчивых состояний, может потребовать подавления или стимуляции активности остальных генов, задействованных в фенотипе. Это, в свою очередь, должно менять условия экспрессии генов, активность которых до сих пор была подавленной. Следует новый акт самопроизвольной активации, и все начинается снова. Таким в самых общих чертах видится ход онтогенеза на фоне новейших представлений. Безусловно, это всего лишь грубая схема, один из многих путей решения проблемы, которая даже в эмпирическом плане выглядит чрезвычайно трудноразрешимой.

Выше уже упоминалась история с концепцией внутреннего отбора, предложенной еще в прошлом веке В. Руи А. Вейсманом. Они полагали, что части организма вовлечены в конкуренцию, в ходе которой осуществляется избирательное их выживание. Такими же мыслились им и отношения между наследственными детерминантами. Дальнейшее развитие эти идеи получили с появлением генетики. Правда, при этом соревнование и отбор наследственных детерминантов (генов) стали пониматься в плане их дифференциального успеха при репродукции особей, а не в плане индивидуального развития. Поэтому понятие внутреннего отбора было забыто. Тем не менее оно может быть полезным, конечно, если придать ему несколько иной, отличающийся от первоначального, смысл.

В материале, изложенном выше, имеются указания как на избыток молекул и клеток в организме, так и на наличие истинно конкурентных отношений между частями организма. Наконец, есть основание думать, что при развитии идет отбор клеточных клонов, сопровождающийся их избирательной гибелью. И все-таки этими событиями не исчерпывается наше понимание внутреннего отбора. В самом широком смысле внутренний отбор — это осуществляемый фенотипом процесс наложения ограничений на реализацию генетической информации. В предыдущем разделе мы пришли к заключению, что генетическая информация по своей природе многозначна. К этому следует добавить, что однозначной ее делает внутренний отбор, в основе которого лежит взаимодействие генных продуктов между собой. В ходе этого взаимодействия осуществляются подгонка генных продуктов друг к другу, их коадаптация, а также создается петля обратной связи от признаков к генам, избирательным образом ограничивающая потенциалы последних. Таким путем фенотип выбирает наиболее стабильные и эффективные (с учетом „ассортимента строительных блоков") траектории поведения из числа разрешенных генотипом. В результате взаимодействия частей фенотипа они могут изменить свою пространственную структуру,

стимулироваться или подавляться, начать делиться, перейти в состояние покоя или, наконец, полностью элиминироваться. Возможна весьма обширная гамма всевозможных эффектов, но наиболее общая черта внутреннего отбора — это избирательное воздействие на экспрессию генов. Наиболее типичными примерами проявлений внутреннего отбора следует считать все случаи регуляции активности генов, на каком бы уровне она ни происходила: при транскрипции, процессинге, трансляции, образовании третичной и четвертичной структур, мультимолекулярных комплексов, в ходе межклеточных взаимодействия" и т. д.

Вполне закономерен вопрос: а причем тут отбор? Применительно к естественному отбору это слово ведь означает сортировку наследственно закрепленных свойств, возникающих посредством мутаций и рекомбинации. Здесь же речь идет о дифференциальной активности остающегося неизменным генома, которая не имеет прямого отношения к эволюции, а значит — и к естественному отбору. Тем не менее в предлагаемом нами нововведении есть определенный смысл. Во-первых, синтез идей в любой области знания невозможен без применения новых понятий, имеющих достаточно общий смысл, или расширения смысла старых категорий. Безусловно, понимание отбора как акта ограничения поля возможностей для биосистемы, которое задается генетической изменчивостью, а ограничивается фенотипом и окружающей средой, намного шире общепринятого представления. Но кто скажет, что эта замена сама по себе вредна? Во-вторых, подавление или стимуляция активности генов в онтогенезе есть одновременно „отбор метаболических стратегий" (Chandebois, 1981) или выбор пути развития из числа потенциально возможных (Шмальгаузен, 1942; Waddington, 1957). И если эволюцию рассматривать как направленное изменение функциональных параметров биосистем, а не только как изменение генных частот, то отбор функций при неизменном генотипе особи есть более значимое событие, нежели модификация генотипа без сопутствующего ей сдвига функций. И в-третьих, активация гена посредством внутреннего отбора есть одновременно его выдвигание на уровень, доступный обычному, дарвиновскому отбору. И наоборот, его перевод в категорию „молчащих" генов может служить сигналом для начала бесконтрольного накопления в нем новых мутаций. Как метко замечает Альберч (Alberch, 1980), дарвиновский отбор определяет победителя эволюционной игры, но сам состав игроков зависит от онтогенетических и функциональных ограничений. К вопросу о сути явления отбора, в частности внутреннего, мы вернемся в последней главе книги.

ВЫВОДЫ

1. Согласно широко распространенной сейчас концепции экосистемы, естественные биоценозы Земли состоят из зависящих друг от друга „функциональных царств природы": автотрофов, биофагов и деструкторов. С точки зрения всей экосистемы автотрофы являются единственными продуцентами органического вещества, в то время как остальные два компонента потребляют эту органику в качестве пищи, разлагая ее до минеральных веществ, необходимых автотрофам. При таком глобальном взгляде биоценоз выглядит как движимый этими функциональными группировками однонаправленный поток энергии (от автотрофов к минеральным веществам) и близкий к замкнутому круговорот веществ. Наблюдаемая в интактной природе относительно большая стабильность потоков энергии и связанных с ними круговоротов веществ свидетельствует не только о функциональной взаимозависимости, но и о довольно строгой координации работы частей биоценоза.
2. Физико-химические параметры экосистемы во многом определяют видовой состав и продуктивность сообщества, а также колебания численности особей по сезонам и из года в год. Все виды стабильного сообщества хорошо приспособлены к своим эдафическим и климатическим условиям. При этом биота выступает как средообразующий фактор, активно перестраивающий свое окружение. Вполне правдоподобна мысль, согласно которой физико-химические свойства атмосферы, почвы и воды формируются обитающими в этих сферах организмами таким образом, чтобы они в наибольшей степени отвечали потребностям биоты.

3. Хотя в естественных сообществах нет ни одного вида, который не оказывал бы подавляющего действия на некоторые другие виды, столь же ясно, что не существует и вида, который был бы способен к длительному существованию вне связи хотя бы с некоторыми другими видами сообщества. Это касается не только гетеротрофов, но и так называемых автотрофов. Кооперация и „борьба“ на уровне экосистемы как бы дополняют друг друга.

4. Отношения между видами — участниками детритной цепи — носят в основном комменсальный характер: одно звено в этой цепи часто облигатно зависит от продуктов деятельности предыдущей. При более глобальном взгляде, однако, оказывается, что существует и обратная зависимость, ибо конечные продукты всей детритной цепи — биогены — необходимы для новых актов фотосинтеза, а значит — и для появления новых порций детрита.

5. Исследования последних лет показали, что конкуренция между видами одного и того же трофического уровня не является столь интенсивной, как думали раньше. Даже для растений, не говоря уже о фитофагах и хищниках, характерно отсутствие полного перекрывания экологических ниш видов одного и того же сообщества или трофического уровня. На оси градиента ресурса виды обычно распределяются строго определенным образом, их оптимумы оказываются сдвинутыми относительно друг друга, что говорит о наличии специализации и взаимодополняемости. По всей видимости, именно это обстоятельство делает возможным длительное сосуществование видов со сходными пищевыми потребностями. Более того, комплиментарность может в определенных условиях способствовать более эффективному использованию видами ресурсов. Иными словами, видовое многообразие трофического уровня может оказаться выгодным для каждого члена, входящего в состав коадаптированных комплексов.

6. Взгляд на взаимоотношения типа «хищник—жертва» как односторонне полезные следует считать упрощенным. Ошибочно полагать, что популяциям выгодно иметь как можно большую численность и плотность. Оптимальной с точки зрения выживания и воспроизводства является умеренная плотность. Поэтому роль хищников и паразитов нельзя считать исключительно негативной по отношению к жертвам, они выступают в качестве регуляторов численности жертвы, хотя при этом, конечно же, действуют, движимые сугубо собственными „интересами“.

7. Давление на популяцию со стороны биотических компонентов ее экологической ниши (пищевых ресурсов, конкурентов, хищников и паразитов), как правило, непропорционально сильно возрастает с увеличением плотности данной популяции. И наоборот, при малой плотности давление ослабевает. В этом, по всей видимости, состоит главный механизм стабилизации видового состава сообщества и численности особей в популяциях.

8. Анализ характера пространственного размещения особей одного и того же вида позволяет выявить следующие закономерности. Большинству видов естественных сообществ присуще равномерное или агрегированное распределение: первое является признаком однородности среды и конкуренции, второе — результатом гетерогенности среды или разных форм взаимозависимости особей.

9. Внутривидовая конкуренция, как правило, весьма острая в мире растений, о чем говорит и часто встречающееся у них равномерное распределение. Территориальный образ жизни, характерный для многих животных, — тоже результат конкуренции, хотя и не столь острый, как у растений.

10. В природе широко распространены следующие типы группировок на кооперативной основе: протокооперативные скопления, группы без доминирования и с доминированием, размножающиеся пары, истинно общественные группы. Однако в этих группах наряду с функциональной взаимозависимостью присутствуют и конкурентные отношения, причем убывание интенсивности негативных связей обычно компенсируется сходным по величине ростом роли кооперации. По-видимому, в природе существуют немного популяций, особи которых либо конкурируют, либо сотрудничают. Во многих случаях, как, например, в группах с доминированием, почти невозможно определить, какой из этих двух типов отношений

берет верх.

11. Генетический полиморфизм, который, как сейчас принято считать, чрезвычайно распространен в природных популяциях животных и растений, может обусловить некоторую функциональную разнокачественность особей, их специализацию по отношению к экологической нише популяции. Это должно вести к снижению внутривидовой конкуренции и возникновению комплиментарного рода зависимостей. Данная мысль находит поддержку в опытах на дрозофиле и дафниях.

12. Как и в случае межвидовых отношений (см. вывод 7), с ростом плотности популяции негативное влияние особей друг на друга чаще всего возрастает, в то время как кооперативного рода зависимость становится более заметной при малой плотности. У многих видов существуют три критические точки на кривой зависимости скорости роста популяции от ее плотности: нижняя точка, определяющая минимальные размеры жизнеспособных групп, пороговая плотность, при превышении которой кооперация довольно резко сменяется конкуренцией, и, наконец, насыщающая плотность.

13. Интеграция и координация работы многоклеточного организма осуществляется при взаимодействии молекул, клеток, тканей и органов друг с другом. Оно опосредуется иммунной, гормональной и нервной системами. Имеет смысл различать субклеточные (биохимические) механизмы управления и надклеточные — контактное торможение, иммунные реакции, гормональный и нервный контроль.

14. Новейшие данные в области молекулярной биологии свидетельствуют об отсутствии строгого порядка, полной управляемости на молекулярном уровне (избыточные, бездействующие последовательности ДНК, пре-мРНК, м-РНК, белки) и наличии относительного порядка на макроуровне. На этой основе можно полагать, что механизмам управления присущи пороги чувствительности: система контроля начинает реагировать на поведение какого-либо элемента системы лишь в случае, когда его активность превышает определенный уровень, называемый порогом. Об этом говорят и данные в области физиологии: при постепенно увеличивающемся отклонении контролируемых величин от нормы, вызванном воздействием извне, сперва включаются локальные механизмы гомеостаза, затем в ответную реакцию вовлекаются другие системы вплоть до тех, которые контролируют работу всего организма. Похоже на то, что локальные системы управления имеют более низкие пороги, чем общесистемные.

15. Широко распространенной следует считать конкуренцию между клетками и клеточными клонами, особенно она заметна при индивидуальном развитии и в процессе регенерации. Часто конкуренция ведет к гибели клеток, находящихся в избытке либо в чем-то уступающих соседним. Крайним случаем межклеточного антагонизма можно считать опухолевый рост.

16. Как специфическое проявление конкуренции клеток можно истолковать явление презиготического отбора. Оно сводится в конечном итоге к соревнованию гамет.

Несостоятельным является мнение, будто этот феномен обусловлен конкуренцией между генами и хромосомами.

17. Строго говоря, гены не могут ни взаимодействовать, ни кооперировать, ни конкурировать, и тем более выступать в качестве единицы отбора, так как они непосредственно не участвуют в метаболизме клетки. Гены несут информационную, а не кинетическую нагрузку, поэтому «приспособленность» их и всего генотипа производна от приспособленности соответствующего организма, его фенотипа. Так называемый «генетический гомеостаз» следует описывать не в генетических, а в фенотипических терминах. Гены, хромосомы, геномы и генотипы при отборе пассивно следуют за „своими" белками, клетками и организмами.

18. Однозначного соответствия между генотипом и фенотипом не существует: второй может быть индифферентен ко многим изменениям первого, а при том же генотипе можно ожидать появления разных фенотипов (понятие о норме реакции). Феномен постоянства фенотипов, несмотря на подчас значительную генетическую гетерогенность популяций, говорит о „буферности" фенотипа, или гомеостазе развития. Видимо, из множества путей развития,

мыслимых в рамках данного набора генов в зиготе, выбираются наиболее устойчивые траектории поведения, и этот выбор осуществляется фенотипом самостоятельно.

19. Многозначность информации, заключенной в генотипе зиготы, ликвидируется в ходе взаимодействия генных продуктов. Это положение иллюстрируется процессом свертывания белковых цепей, самосборкой мультиферментных комплексов и клеточных агрегатов, ходом дробления яйцеклетки, а также явлением детерминации. На некоторых этапах реализации генетической информации заметно присутствие термодинамических (биоэнергетических) ограничений. При этом экспрессия гена и его действие на фенотип могут регулироваться на стадиях транскрипции, процессинга, трансляции, в ходе взаимодействия белковых молекул между собой и с метаболитами клетки, при прямых контактах клеток, а также при более сложных формах межклеточных и межтканевых взаимодействий. В ходе этих взаимодействий фенотип принимает решение, когда, где и в какой степени должен проявить себя тот или иной ген, чтобы организм сохранил жизнеспособность и оптимизировал свои показатели.

20. Для многих видов характерно то, что строго детерминированному онтогенезу предшествуют случайная перетасовка разнообразного генетического материала и столь же случайный мутагенез. В этом состоит основной парадокс онтогенеза, который наиболее естественно можно объяснить следующим образом. Все или большинство генов новосозданного генотипа сперва должны как-то проявить себя в фенотипе, и лишь затем, в ходе взаимодействия генных продуктов, на их поведение накладываются избирательные ограничения с учетом требований к устойчивости эмбриона: генотип предлагает, фенотип выбирает. Вполне возможно, что онтогенез состоит из множества элементарных циклов развития, которые имеют такую последовательность: активация гена(ов) — превышение им порога чувствительности управляющих механизмов — оценка данной функции в ходе взаимодействия ее с другими генными продуктами — подавление или дальнейшая активация этого гена — новые пробы в виде акта активации другого гена и т.д.

21. Ограничения, которые образуются при взаимодействии генных продуктов (РНК, белков, мультиферментных комплексов, клеток, тканей, органов) и затем накладываются на их поведение с „целью“ придания устойчивости развивающемуся организму, предлагается именовать внутренним отбором. С его помощью осуществляется коадаптация генных продуктов друг к другу. По сути это процесс самоорганизации генных продуктов. Осуществляется внутренний отбор через избирательную активность генов. Он способен как активировать ген при помощи аппарата синтеза белка или митоза, так и подавить его действие. Тем самым он либо делает данный продукт подвластным действию дарвиновского отбора, либо „прячет“ его в недоступной или труднодоступной для внешнего отбора зоне. Можно полагать, что внутренний отбор ответствен не только за феномен постоянства фенотипов и гомеостаз развития, но и за неслучайность мутагенеза при явной случайности мутагенеза.

Лекавичюс Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс, «Мокслас», 1986. - 273 с.

ГЛАВА 4. ПРИНЦИПЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ БИОСИСТЕМ

4.1. Организация и управление

Перед тем как приступить к теоретическому обобщению материала, изложенного в предыдущей главе, введем некоторые основополагающие для системного подхода определения. Системой будем называть две или более взаимодействующие структуры, именуемые компонентами, или подсистемами, связи между которыми выражены более, нежели с окружением. Главными типами биосистем являются особь, популяция и биоценоз (т. е. биотическая часть экосистемы, экологическое сообщество), хотя при желании можно выделить также клетку, ткань, орган, гильдию, трофический уровень и т. д. Отдельные макромолекулы, их комплексы и органоиды клетки, видимо, нецелесообразно называть биосистемами.

Когда речь идет о взаимоотношениях типа „часть—целое“, часто термин системы

подменяется понятием структурного уровня. Так, выделяют субклеточный, или биохимический, клеточный, тканевый и другие уровни. Будем считать, что фраза «на клеточном уровне» приурочена к явлениям внутри единичной клетки, она не касается взаимоотношений между клетками и, тем более, надклеточными структурами. Точно так же фраза „на биоценотическом уровне" содержит намек на взаимоотношения между видами. Компонент, или подсистема, — это вместе с тем и смежный более низкий уровень структурной иерархии. Так что взаимодействие компонентов следует рассматривать не только как отношения типа «часть—часть», но и как связь от целого к частям, от более высокого к смежному более низкому уровню иерархии, а также в обратном направлении, от части к целому.

Управление, или контроль, — это всякое избирательное ограничение неопределенности поведения взаимодействующих структур. Оно может быть опосредованно специально предназначенными для управления коммуникационными системами вроде гуморальной и нервной, но может осуществляться и путем простого динамического взаимодействия компонентов (примеры — биохимические и надорганизменные способы управления). Наиболее общий вывод, который напрашивается после ознакомления с материалом предыдущей главы, звучал бы примерно так: борьба и кооперация соседствуют бок о бок, в каждой точке биоценоза, они пронизывают все уровни иерархии, начиная с макромолекул и кончая биоценозом. Правда, иногда, на некоторых участках тот или иной тип взаимоотношений берет верх над другим. В организме, например, взаимозависимость явно сильнее, чем в популяции и биоценозе в целом. Но и внутри организма интеграция не доведена до предела, конкуренция тут - весьма обычное явление. Поэтому, если уж требуется сделать обобщающий вывод, имеющий общебиологический смысл, то ничего не остается, как только признать, что молекулы, клетки, особи и виды одновременно и повсеместно и борются и сотрудничают друг с другом. „Борьба" неизбежна уже хотя бы из-за наблюдающегося повсеместно избытка структур и дефицита ресурсов. Но столь же предопределена и взаимозависимость, ибо ни одна молекула, клетка, ткань или орган, наконец) ни один вид не может длительное время существовать вне связи с другими структурами того же ранга.

Дарвин полагал, что в надорганизменных системах идет главным образом „борьба за существование", а внутри организма господствуют взаимозависимость и гармония. Он исходил из предположения, что в каждом поколении видами продуцируется значительный избыток потомков, часть которого погибает от внутри- и межвидовой конкуренции за ресурсы, часть - от неблагоприятных климатических условий, хищников и паразитов. В результате выживают лишь немногие, причем количество оставшихся в живых примерно соответствует количеству родителей, что обеспечивает относительную стабильность численности во времени. Думается, что не найдется биолога, который решился бы отрицать принципиальную истинность этой концепции. С другой стороны, столь же хорошо известно, что продуцируемые потомки не являются качественно однородными (половой, кастовой и обычный генетический полиморфизм). Обусловленное этой разнокачественностью разделение труда — это достаточное условие для взаимозависимости особей в популяции. К такому же исходу, уже на биоценотическом уровне, приводят и различия видов по экологическим нишам. Таким образом, если при построении эволюционной теории отталкиваться от принципов функционирования, характерных для существующих в настоящее время биосистем (актуалистический подход), как поступил и сам Дарвин, придется с огорчением отметить, что однозначного ответа на вопрос «конкуренция или сотрудничество?» ожидать не приходится.

Некоторые исследователи высказывают мнение, что под «борьбой за существование» Дарвин понимал не только конкуренцию, давление хищников или паразитов на жертву, неблагоприятные климатические эффекты, но также и все взаимоотношения положительного рода, например, кооперацию самца и самки, разделение труда у общественных животных, отношения между растениями и насекомыми-опылителями и т. д. Однако в нашем

понимании Дарвина, говоря о борьбе за существование, акцентировал именно неблагоприятные эффекты, которые, как он считал, неизбежны ввиду избытка потомков. Кроме того, если попытаться отвлечься от истинного смысла высказываний Дарвина и придать понятию борьбы за существование более широкое толкование, включив сюда всякого рода, а не только негативные, взаимоотношения между особями одного и того же и разных видов, а также между ними и средой, то это понятие лишилось бы всякой эвристической ценности, оно просто стало бы тождественно утверждению: «все особи взаимодействуют между собой и с окружением».

Итак, приступим к более строгому изложению собственной точки зрения на характер отношений типа „часть-участь" и „часть-целое".

Разработку модели функциональных отношений начнем со следующего пробного постулата: между всеми биологическими структурами одного и того же ранга (между молекулами в клетке, клетками в организме и т. д.) имеется облигатная взаимозависимость, а конкуренция полностью отсутствует. Взаимозависимость означает функциональную специализацию, значит, данный постулат автоматически ведет к представлению о жизни как о функциональной иерархии, где функции молекул подчинены функциям клеток, эти, в свою очередь, — функциям особей и так далее до биоценоза. Попробуем выразить эту мысль более строгим образом. Функция биоценоза как целого оказывается разбитой на более частные функции, выполняемые видовыми популяциями.

В конечном итоге биоценоз оказывается набором молекулярных функций. Требование полной взаимозависимости означает, что все макромолекулы, находящиеся в живых компонентах биоценоза, выполняют по отношению к нему определенные функции, т. е. каждая вносит свой вклад в его поддержание. Сказанное в равной мере относится и к промежуточным структурным уровням. К глобальным параметрам биоценоза тянутся все нити, берущие начало на нижних этажах иерархии.

Нельзя сказать, что эта картина очень уж далека от реальности. Для организма она верна, конечно, в большей степени. Что касается надорганизменных уровней, то, как мы уяснили себе, и тут взаимозависимость, а значит, и функциональная иерархия, имеет место, хотя она здесь не столь явно выражена. Кстати, именно эта особенность биосистем — разбиение глобальных, более общих функций на множество более частных делает оправданным применение функциональных объяснений (разд. 1.6), причем поднимаясь „вверх", по лестнице иерархии, мы уясняем себе биологический смысл, значение происходящего, в то время как, опускаясь „вниз", углубляемся в детали, механизмы явления. Например, на вопрос „почему существует данный вид" экологи часто отвечают, ссылаясь на функцию этого вида по отношению ко всему ценозу.

Итак, для начала мы приняли, что во всех типах биосистем существует теснейшая взаимозависимость наподобие той, которую приписывали до недавних пор частям организма. В результате пришли к представлению о биоценозе как об истинном суперорганизме, работающем по принципу строжайшей функциональной иерархии. Однако функциональная иерархия немыслима без иерархии контуров управления: компоненты принуждаются к действиям по поддержанию системы именно благодаря командам „сверху". Эти команды формируются в ходе взаимодействия частей системы. Выделим следующие механизмы управления.

1. Организменные, работающие посредством взаимодействия макромолекул, мультимолекулярных комплексов, органоидов, клеток, тканей и органов. Их можно сгруппировать в биохимические (клеточные) и надклеточные. Последние в своем действии опосредуются гуморальной и нервной системами коммуникации. При помощи организменных механизмов контроля молекулы, клетки и другие структуры принуждаются к совместным действиям по поддержанию целостности организма.
2. Популяционные механизмы, которые представляют собой избирательные ограничения, возникающие при взаимодействии особей одного и того же вида и направляющие действия последних в выгодное для популяции русло.

3. Собственно биоценотические способы контроля, состоящие в ограничениях, продуцируемых при межвидовых контактах в пределах одного и того же сообщества. Они вынуждают виды к поддержанию устойчивости всего биоценоза.

Она говорит о том, что организменные механизмы контроля входят в состав популяционных как подсистемные и подчиняются им, в свою очередь популяционные точно так же подчиняются биоценотическим (более детальное изложение идеи иерархии контуров управления касательно организменных механизмов см. нас. 83).

Избирательное влияние целого на части, возникающее в результате взаимодействия этих частей, будем называть координацией. Это по сути ограничения, накладываемые на поведение частей с учетом требований к устойчивости верхнего уровня, т. е. „сверху вниз“. Координация, конечно же, является актом самоорганизации, в ней не предполагается участие сверхъестественных сил.

Итак, выражение (5) представляет собой идею об иерархии механизмов управления, а точнее — способов координации.

В ходе координации решается вопрос о качественном составе частей, о месте и времени начала и конца их деятельности, а также о степени их активности. Активность компонента может быть как подавлена вплоть до его полного вытеснения, так и дополнительно усилена — все зависит от его вклада в поддержание целого. Причем, согласно определению, подавление не обходится без влияния тех компонентов, которые стимулируются, более того, последние могут активно содействовать вытеснению. Эти действия следует, если судить по внешним эффектам, отнести к категории явлений типа борьбы за существование. Однако они же представляют собой один из способов принуждения частей к совместным действиям по поддержанию целого. Следовательно, то, что представляется нам „борьбой“, т. е. непримиримостью взаимоотношений особей и видов, на самом деле может оказаться способом координации работы частей с целью принуждения их к поддержанию целого, в данном случае — популяций и экосистем. С учетом зависимости (подчас облигатной) между компонентами биосистем подавление их активности не следует рассматривать как безусловно вредное для них явление, так как чаще всего это бывает связано с сохранением целостности и устойчивости всей системы, а значит — и отдельного компонента. К сходному выводу мы пришли ранее при обсуждении роли хищников и паразитов в экосистемах. Необходимо иметь в виду, однако, что координация, конкуренция и кооперация — это родственные, но не идентичные понятия. Координация — это ограничения, возникающие в ходе взаимодействия частей, которые могут иметь как взаимоисключающий (при конкуренции), так и взаимозависимый (при кооперации) оттенок. Общей чертой всех координационных ограничений, независимо от того, на какой почве они возникли, является их полезность для системы, осуществляющей координацию. Но поскольку присущее компонентам стремление к неограниченному росту численности составляет опасность для всей системы, а опосредованно — и для отдельных компонентов, то препятствование чрезмерному росту есть одна из основных функций координации. Однако, препятствуя чрезмерному росту, система тем самым поддерживает у себя разнообразие и вынуждает компоненты войти в кооперативного рода контакты.

На основании данных молекулярной биологии (разд. 3.4) можно предположить, что организменным механизмам управления, а точнее — координации, присущи пороги чувствительности: система контроля начинает реагировать на поведение компонента лишь в том случае) когда его активность превышает не который предел, называемый порогом. Скажем, клетка может не реагировать на присутствие нескольких, но не сотен или тысяч молекул не нужного ей белка. При обсуждении особенностей внутривидовых отношений было обращено внимание на следующую закономерность: когда плотность популяции превышает определенную пороговую величину, внутривидовая кооперация довольно резко переходит в конкуренцию (см. разд. 3.3). Та же закономерность проявляется и на биоценотическом уровне: с ростом плотности популяции обычно непропорционально быстро увеличивается и давление на нее со стороны биотических компонентов ее экологической

ниши, т. е. конкурентов, пищевых ресурсов, хищников и паразитов (см. разд. 3.2). Во всех этих случаях наблюдается включение координационных ограничений, направленных от системы к ее частям, причем они играют явно стабилизирующую, гомеостатическую функцию, ибо работают по принципу отрицательной обратной связи, возникающей при нарушении установившегося баланса. Представляется особенно важным для нас то обстоятельство, что координация не кажется „мелочной": при малой численности молекул в клетке или особей в популяции она как будто спит, но стоит лишь этой численности превысить некоторый уровень, как она сразу заявляет о себе.

Таким образом, с учетом эмпирических данных возникает необходимость в модификации высказанного нами выше пробного утверждения, согласно которому биоценоз со всеми входящими в него уровнями представляет собой некий суперорганизм, к глобальным параметрам которого тянутся все нити, берущие начало на молекулярном уровне. Жизнь, видимо, хотя и проявляет черты функциональной иерархии, все же не является предельно жестко организованной структурой, исключающей возможность перекрывания потребностей и возникновения конфликтных ситуаций. В теорию организации биосистем необходимо ввести постулат, учитывающий „несовершенство" механизмов управления.

Ранее (разд. 3.4) мы уже ввели понятие активности гена, которую можно измерить количеством активных молекул генного продукта. „Молчащий" ген имеет нулевую активность. Усиление активности гена в организме может быть осуществлено при помощи аппарата синтеза белка, а также путем митоза клеток, синтезирующих данный продукт. Если же иметь в виду активность данного гена в рамках всего биоценоза, то она может быть вдобавок усилена путем увеличения численности особей — носителей этого гена в популяции, а также в ходе расо- и видообразования. При подходящих условиях активность гена может достичь огромных величин. Эту мысль можно рассматривать как расширенное толкование принципа усиления генетической информации, впервые сформулированного Н. В. Тимофеевым-Ресовским.

С учетом этого можно постулировать следующее: координация включается (а если быть точнее — непропорционально сильно проявляет себя), когда активность гена достигает некоторой величины, называемой порогом, причем пороги повышаются с продвижением „снизу вверх" по лестнице иерархии контуров управления. Иными словами, пороги механизмов управления соотносятся между собой точно так же, как и сами механизмы управления. Если речь идет о возмущении извне, сказанное относительно иерархии порогов означает, что при постепенном повышении интенсивности возмущения сначала должны включаться локальные механизмы управления, затем в ответную реакцию вовлекаются все более обширные биосистемы вплоть до биоценоза в целом.

По отношению к организму и его подсистемам справедливость этого утверждения не вызывает сомнений (см. с. 90). Здесь оно лишь расширено путем экстраполяции и на надорганизменные уровни.

Конечно, при желании не представляет большого труда представить выражение (6), а также (5) в более мелком масштабе. В частности, ясно, что порог неоднороден, он состоит из собственно организменного порога плюс порог смежного более низкого уровня управленческой иерархии и так далее до порога клеточных механизмов контроля (см. рис. 5). Но в целях простоты воспользуемся более грубым выражением.

Проделаем мысленный эксперимент следующего рода. Биоценоз можно представить не только как совокупность видов или особей, но и как набор определенных макромолекулярных функций (см. выражения на с. 117—118). В этих выражениях мы не учитывали того, различаются эти макромолекулы между собой или нет; нас интересовало лишь количество макромолекул в клетке, ткани и т. д. Теперь сгруппируем присутствующие в биоценозе макромолекулы по классам так, чтобы в один класс попали молекулы, выполняющие одну и ту же метаболическую функцию, независимо от того, присутствуют ли они в одной и той же клетке или организме или в разных. Ясно, что в одних классах молекул окажется больше, чем в других. Назовем эти классы типами элементарных функций.

Применим понятие активности гена и принцип усиления к количественной характеристике этих функций. Количество макромолекул в классе i примем за активность элементарной функции x_i ибо можно думать, что при прочих равных условиях активность белка или другого соединения тем выше, чем больше его концентрация. Если данная макромолекула повторена в ценозе, скажем, 1020 раз, и она естественно, содержится у многих организмов, ее активность в масштабах сообщества будет значительной. И наоборот, редкие молекулы будут иметь и малый x_i .

Теперь обратимся к выражению (6). С его помощью легко получаем следующую картину (рис. 6). Здесь символами X_1, X_2, X_3 обозначены множества элементарных функций, которые попадают под влияние соответственно организменных, популяционных и биоценологических способов координации. Указаны также соответствующие пороги U_1, U_2 и U_3

Как следует из схемы, верхняя часть допороговой зоны контролируется координирующими механизмами смежного более низкого уровня. В ходе взаимодействия видов между собой происходит контроль лишь наиболее интенсивных элементарных функций (зона X_3). Порог U_3 наибольший, он складывается из собственно биоценологического порога (U_3-U_2) плюс средний популяционный порог (U_2), который, в свою очередь, состоит из собственно популяционного порога (U_2-U_1) плюс средний организменный порог (U_1). Верхняя часть (U_2-U_1) популяционного порога находится под контролем организменных механизмов координации, в которые мы включили как надклеточные, так и клеточные способы управления. Таким образом, зоны (U_2-U_1) и (U_3-U_2) нейтральны только по отношению к вышестоящим уровням.

Таков функциональный „портрет“ биоценоза. Видно, что к определенному моменту времени только часть (X_3) всех имеющихся в экологическом сообществе структур участвует в поддержании его глобальных параметров. Остальные структуры можно считать нейтральными по отношению к этим параметрам, ибо их активность недостаточно большая. На более привычном для неспециалиста языке схема на рис. 7 интерпретируется следующим образом. Биоценоз неспособен в полной мере контролировать даже численность и качественный состав особей в популяциях, не говоря уже о поведении более низких структурных уровней. Организменные механизмы контроля куда более разборчивы и тонки, хотя и здесь отсутствуют клеточная точность и порядок на уровне молекул. Таким образом, схема представляет собой теоретическое обобщение фактов, которые были описаны в предыдущей главе.

Если бы имела место строжайшая взаимозависимость компонентов на всех уровнях структурной иерархии, иначе говоря, если бы отсутствовали пороги, области X полностью совпали бы. Таким было бы временное сечение биоценоза при безусловной истинности формулы: „Жизнь — это функциональная и управленческая иерархия“. Сейчас же, введя пороги чувствительности, мы тем самым ослабили это утверждение, в результате чего пришли к выводу, что наряду со структурами, которые участвуют в поддержании биоценоза (область X_3), в нем существует масса лишних и, может быть, даже потенциально вредных для него структур. Жизнь не может рассматриваться как набор элементов, действующих только в пользу биоценоза, она скорее представляет собой многоцелевую, а возможно, и конфликтно-целевую систему. Перекрытие функций и конкуренция — это неизбежные следствия пороговости, хотя и то и другое имеет свои рамки.

Прохождение порогов может быть осуществлено только в последовательной манере, начиная с наименьшего порога и кончая наибольшим — биоценологическим. Ввиду этого возможна, по крайней мере теоретически, ситуация, когда, скажем, данный фермент в допороговой для клеточных механизмов управления дозе присутствует во всех тканях организма, даже, может быть, во всех организмах биоценоза и, несмотря на это, продолжает пребывать в истинно нейтральной зоне. Кроме того, надо иметь в виду, что при увеличении x , новообразованные молекулы, конечно, не распределяются равномерно по всему организму или биоценозу, и перешагивание соответствующих порогов происходит не во всех клетках, особях и

популяциях одновременно. Обычно имеет место локальное скопление молекул определенного типа. Во избежание недопонимания это обстоятельство желательно иметь в виду при интерпретации нашей схемы организационных отношений. Для большей ясности приведем такой численный пример. Пусть клеточный порог для данного фермента в данном организме равен 10 молекулам, а общее количество клеток-носителей данной функции составляет 108. Спрашивается, чему должен быть равным надклеточный порог, если соблюдается принцип иерархии порогов — см. выражение (6). Может показаться, что он должен превышать $10 \cdot 108 = 109$ молекул. Это, однако, не обязательно: для превышения порога надклеточных механизмов может быть достаточным присутствие в данной ткани, скажем, всего 20 клеток, несущих по 104 молекул определенного типа, что составляет всего $2 \cdot 10^5$ молекул в масштабе ткани. Здесь разница между надклеточным и клеточным порогами равна $9990 \cdot 20 = 1,998 \cdot 10^5$.

Выше мы пришли к заключению, что управление „сверху вниз“, т. е. координация, не является предельно жесткой и имеет порог чувствительности, ниже которого она недействительна или, по крайней мере, оказывает очень слабое влияние на поведение компонентов. Кажется логичным предположение, что в допороговой для общесистемного контроля зоне компоненты должны вести себя так, как диктуют имманентно присущие им свойства. Если этот компонент сам является биосистемой, то он тоже способен к координационным усилиям над своими частями, т. е. субкомпонентами. Но векторы координации, осуществляемой компонентом и всей системой, не обязательно должны совпадать по направлению. Выражаясь антрипоморфно, части вправе принимать решения, которые хороши для них самих, но которые не обязательно одобрил бы вышестоящий уровень, будь на то его -воля. Правда, такая свобода действий касается только сравнительно слабых функций, не влияющих, если их, конечно, каким-то образом не усилить, на устойчивость вышестоящего уровня.

По образному и весьма тонкому выражению Кестлера (A. Koestler), биологическая иерархия проявляет черты двуликого Януса: лик, направленный в сторону нижележащего уровня, имеет характер автономного целого, а лик, направленный „кверху“, проявляет свойства зависимой части.

Тип поведения, когда компонент, сам являющийся биосистемой, использует предоставленную ему порогом свободу действий в своих собственных „целях“, был назван селфингом — от англ. self (Лекавичюс, 1983). Его удобно рассматривать как проявление рассогласованности векторов координации. Необходимо, однако, иметь в виду, что само по себе решение, принимаемое компонентом по отношению к подвластным ему, но не подвластным общесистемным механизмам функциям, есть не что иное, как осуществляемая им координация, и она становится селфингом только по отношению ко всей системе или вышестоящему уровню. Именно пороги и обусловленный ими селфинг повинны во всех отклонениях от картины предельно строгой функциональной иерархии, основными из которых являются перекрывание функций и конкуренция, наблюдаемая на всех уровнях иерархии.

Только функции, находящиеся в области X3, можно считать в равной мере пригодными для особей и видов, являющихся носителями этих функций, а также для самого биоценоза. Тут рассогласование векторов отсутствует. Тем временем в зонах в сравнительно малоактивном виде имеются структуры, являющиеся к данному моменту полезными для отдельных видов и особей, но не для биоценоза в целом. Иначе, это — селфинговые функции, т. е. признаки, которые повышают конкурентоспособность видов и особей.

Следует заметить в этой связи, что идея о рассогласовании векторов координации применительно ко всем типам организованных систем высказывалась М. Месаровичем с соавт. (1973). Мы лишь продолжили их мысль.

Подытожим эту подглаву системой постулатов, которую будем называть теорией организации биосистем.

Постулат 1. Управление в биосистемах идет в основном „сверху вниз“, от целого к частям;

избирательные ограничения на поведение частей накладываются с учетом результатов их взаимодействия. Таким образом биоценоз управляет действиями видов, популяции — действиями особей и так далее до молекул. Данный тип управления назван нами координацией.

Постулат 2. Управляющие механизмы смежного более низкого структурного уровня входят в механизмы данного уровня в качестве подсистемных (см. выражение (5)).

Постулат 3. Любому типу механизмов координации присущ порог чувствительности, ниже которого они недействительны, причем пороги повышаются с продвижением „снизу вверх” по лестнице иерархии контуров управления (см. выражение (6)).

Постулат 4. Компоненты, сами по себе являющиеся биосистемами, могут использовать структуры, активность которых не достигает порога чувствительности общесистемных механизмов координации, в своих собственных „целях”, которые не всегда совпадают с „целями” всей системы, т. е. не отвечают требованиям к стабильности целого. Такое поведение компонента было названо селфингом; оно является следствием рассогласования векторов координации, осуществляемой разными структурными уровнями.

4.2. Физическая природа функционирования

Чтобы получить более полное представление о закономерностях функционирования биосистем, необходимо решить вопрос о направленности координационных ограничений, которые, как предполагается, определяют поведение живых организмов.

Ранее уже было подчеркнуто (см. разд. 1.3), что теория функционирования должна включать положения, касающиеся не только организационных характеристик, но и физического смысла функционирования. Последний аспект представляется чрезвычайно важным, пожалуй, даже главным на теперешнем этапе развития теоретической биологии.

Как уже отмечалось, с некоторыми оговорками, жизнь можно рассматривать как иерархию функций, на вершине которой находится одна общая для биоценоза функция, а ниже располагаются более частные функции, возлагаемые на отдельные виды, особи, органы и так далее до молекул. Причем активность таких структур, согласно этой точке зрения, направлена на поддержание целостности всего биоценоза. Такой взгляд на жизнь выглядит достаточно обоснованным, особенно с учетом того обстоятельства, что ни один вид и тем более особь не обладают полной автономией функционирования, т. е. они проявляют некоторую взаимозависимость. Поэтому вполне уместным является вопрос: какова эта общая для биоценоза и для жизни как таковой функция или, если угодно, „цель”? Можно спросить и иначе: в чем состоит физическая сущность координационных ограничений, возникающих на уровне экологического сообщества? Принципиальная важность этого вопроса заключается в том, что если бы у нас имелся удовлетворительный ответ на него, не представляло бы большого труда приписать соответствующие функции отдельным видам, особям, органам и так далее до молекул, ибо эти функции, согласно положению о функциональной иерархии, явились бы производными от общей „цели”.

В то же время мы убедились, что иерархия функций в живой природе не бывает предельно строгой ввиду „несовершенства” механизмов координации. Более того, нами был сделан вывод, что стратегии, преследуемые отдельными структурами, могут войти в конфликт одна с другой. Этот феномен был назван селфингом. Все это привело нас к мысли о многоцелевом, даже конфликтно-целевом характере живых объектов, и этот „беспорядок” сохраняется на фоне хорошо выраженной структурной и функциональной иерархии. Так что нам должно быть заранее известно о принципиальной невозможности получить простой и однозначный ответ на поставленный выше вопрос о физической сущности координационных ограничений. Тем не менее оставить этот вопрос без ответа — значит навсегда отказаться от всяких надежд на построение теоретической биологии.

Термодинамический (энергетический) подход, о котором речь шла в начале книги, думается, имеет самое прямое отношение к обсуждаемой теме. Как было показано в гл. 3, этот подход с успехом используется не только в молекулярной биологии, но и в биологии индивидуального

развития, а также в экологии. Отрадно то, что мы тут имеем дело не только с подменой старых, привычных для ортодоксального биолога понятий, более модными физическими - последние применяются в качестве объясняющего средства. И, как нам кажется, во многих случаях эти объяснения удовлетворяют не только физика и химика. И в этом нет ничего удивительного, ибо процессы взаимопревращения разных форм энергии играют в живой природе, пожалуй, еще более важную роль, чем в неживой. Последние годы, кажется, убедили нас в том, что жизнь не изобрела новых законов превращения энергии, она лишь воспользовалась уже существующими закономерностями в своих целях.

Каковы же эти „цели"? Ответы могут быть самыми разными, но главным представляется то, что в ходе самоорганизации, направляемой взаимодействием видов (координацией), биоценозы прилагают усилия к увеличению суммарной биомассы до максимально возможного при данном видовом составе и данных абиотических условиях уровня. Это достигается за счет увеличения эффективности продукции и (и л и) эффективности ассимиляции. Сделаем эту мысль более понятной путем небольшого отступления. Согласно Г. Г. Винбергу (1962) и Ю. Одуму (1975), вся энергия C , поглощенная организмом, популяцией или экологическим сообществом, при прохождении через эти структуры распадается на составные части:

$$C=P+R+F \text{ и } P+R=A.$$

где P - продукция, т. е. темпы роста биомассы B ; R — темпы дыхания, или траты на поддержание структуры (эта энергия в конечном счете рассеивается в виде тепла); F - неассимилированная энергия, которая проходит через структуру нетронутой; A — энергия, ассимилированная структурой за определенный промежуток времени.

Гипотеза о стремлении биоценоза к максимуму биомассы является модификацией близких по содержанию идей, высказанных ранее другими авторами. Так, в своем списке показателей, которые имеют тенденцию направленно изменяться по ходу экологической сукцессии, Ю. Одум (1975) в качестве одного из главных выделяет суммарную биомассу сообщества, которая увеличивается при приближении к климаксу (стационарному состоянию), в то время как соотношение R/B стремится к минимуму. Р. Уиттекер (1980) тоже считает, что в ходе сукцессии идет максимизация B . Наблюдения за искусственными микроэкосистемами говорят о наличии такой же тенденции. Из последних теоретических работ хочется особо выделить статью Б. Хэннона (Наппоп, 1979), который доказывает, что процесс самоорганизации экосистем сопровождается минимизацией соотношения R/B и благодаря этому, ~ увеличением суммарной биомассы. Этот принцип, считает он, созвучен с известным в термодинамике неравновесных процессов законом снижения скорости продуцирования энтропии по мере продвижения физико-химической системы в направлении стационарного состояния. Кроме того, он является обобщением хорошо знакомого экологам закона обратной зависимости между интенсивностью метаболизма и массой тела.

Несколько иную точку зрения отстаивает Н. С. Печуркин (1982). Он полагает, что при самоорганизации экосистем существуют две основные тенденции: рост ассимилированной энергии за счет снижения неиспользуемой и (или) увеличение интенсивности ассимиляции (A/B). Мы полностью поддерживаем первую из этих гипотез и не склонны соглашаться со второй, ибо в реальной ситуации имеет место скорее обратная этой тенденции. Так, по данным Уиттекера, Вигерта и Эванса (R. Whittaker, R. Wiegert, F. Evans — взято из Hannon, 1979), климаксные лесные сообщества показывают по сравнению с более молодыми самую низкую интенсивность метаболизма ($A/B = R/B - 0,022 \text{ год}^{-1}$).

Таким образом, мы и дальше будем придерживаться мнения, согласно которому координация на уровне экосистемы состоит в таком воздействии организмов друг на друга, в результате которого они принуждаются к накоплению максимально возможной при данном видовом составе биомассы.

Труднее составить представление о „целях", преследуемых промежуточными уровнями иерархии. Каждый вид занимает в биоценозе определенную позицию, экологическую нишу, функция любого из них по отношению к ценозу хотя бы отчасти отличается от функций

других. Наряду с этим можно предположить, что всем видам присуща сходная биоценотическая стратегия, т. е. тенденция к наращиванию численности особей и суммарной биомассы вида. Это и понятно, ибо сообщество может реализовать свою „цель" только посредством действия отдельных видов. Однако с учетом материала, изложенного выше, можно полагать, что каждый вид стремится наращивать свою биомассу вне зависимости от того, как такое поведение в перспективе может повлиять на устойчивость и биомассу соседних видов и всего сообщества. Иными словами, видам присущ селфинг, они преследуют не глобальные, а свои собственные «цели», и информация о том, совместимы ли они с глобальными, приходит извне, в виде петли обратной связи, создаваемой координацией. Диалектика отношений «часть—часть» и „часть—целое" такова, что способы, при помощи которых виды реализуют свои сугубо эгоистичные стратегии, подбираются вышестоящим уровнем, сообществом, более того — эти способы становятся частными функциями видов по отношению к биоценозу.

Такое предположение одним махом снимает почти всю сложность проблемы, хотя необходимо иметь в виду, что оно, как и всякое слишком обширное обобщение, чревато недоучетом многих „второстепенных" деталей.

В свою очередь, увеличение численности и суммарной биомассы видовых популяций невозможно иначе, как только через рост и репродукцию отдельных особей. Однако опять же, как того требует принцип селфинга, решение, принимаемое особью, может отличаться от того, которое приняла бы популяция. Изначальная „цель", заложенная в самой природе особи как структурной единицы, состоит скорее всего в увеличении своей собственной биомассы и биомассы своих потомков. В итоге такая линия поведения должна вести к вытеснению одних морф (генотипов) другими. Снижение внутривидового разнообразия может неблагоприятно сказаться на устойчивости и численности особей в популяции.

Надо думать, что такой же логике подвластны и суборганизменные явления: особь обладает способностью из всех возможных на базе данного генотипа траекторий поведения выбрать не только наиболее устойчивые, но и наиболее экономичные в энергетическом отношении пути роста и развития (см. с. 102). На основе вышеизложенного можно заключить, что рост массы тела и продвижение организма к стационарному состоянию, при котором $A = R$, а $P = 0$, должны сопровождаться уменьшением R/V . Это положение находит поддержку в многочисленных данных из области экологической физиологии. Однако хотя эта стратегия организмы и не может реализоваться иначе, как только посредством органического синтеза и митоза клеток, в самих клетках, по всей видимости, отсутствует информация о том, когда начать и кончить синтез и деление. Эти указания приходят извне. Тут опять же конфликт „целей" очевиден и неизбежен.

Все отмеченное выше для наглядности представим следующей схемой (рис. 8). Ее следует „читать" таким образом. Компонент, или смежный более низкий структурный уровень, имеет свои „цели", главной из которых является увеличение собственной биомассы. Это — селфинг (S). Система, или смежный более высокий уровень, „заинтересована" в росте своей биомассы, на что и направлена координация (K). Поскольку эти две „цели" не могут быть удовлетворены обе сразу и полностью, имеет место конфликт, который решается путем компромисса, но с доминированием координационной стратегии. Координация по отношению к компоненту выступает в роли петли отрицательной обратной связи, препятствующей чрезмерному росту его биомассы, а по отношению ко всей системе — в качестве положительной обратной связи.

Тут необходимо сделать еще одно замечание. Когда мы говорим о росте биомассы и эффективности продукции на разных уровнях организации, следует помнить, что за этими понятиями стоят несколько различающиеся между собой явления. На уровне организма рост биомассы идет за счет роста соматических и генеративных тканей. На уровне популяции подключается еще и репродукция — увеличение численности особей, ибо для популяции $B = N \cdot V_0$, где V_0 — средняя биомасса особи. Значит, когда мы говорим о приросте биомассы популяции, надо иметь в виду, что он может быть достигнут за счет роста как N , так и V_0 . Но

в таком случае полезно иметь меру эффективности размножения как особого типа продукции. Чистую эффективность роста тканей мы выразили соотношением Р/А (см. с. 129).

Легко заметить, что только что сформулированное положение о стремлении биосистем к экстремальным значениям энергетических показателей является по сути биологическим вариантом принципа оптимизации. Оптимизация, по установившемуся мнению, связана с подбором таких характеристик объекта, которые в совокупном действии при соответствующих структурных ограничениях обеспечивали бы экстремальное значение некой глобальной характеристики, называемой критерием оптимальности. Обычно принимается, что оптимизация требует снижения трат и увеличения выхода полезного продукта.

Судьба идеи оптимальности в биологии сложилась непросто. В 1943 г. Н. Рашевский формулирует принцип максимальной простоты, согласно которому в природе мы находим те конструкции, которые являются простейшими из всех возможных структур, способных выполнять данную функцию. Затем, в 1960 г., этот автор несколько видоизменяет свою точку зрения, в результате на свет появляется принцип оптимальной конструкции, который предусматривает осуществляемую организмами минимизацию трат материалов и энергии на выполнение данной функции. Вследствие, как казалось автору, некоторой неопределенности понятия оптимальности в дальнейшем оно уступает место принципу адекватной конструкции, согласно которому конструкция должна адекватно соответствовать заданной функции при заданных варьирующих условиях среды. В роли показателя степени адекватности выступает приспособленность организма, понимаемая как относительная плодовитость (Рашевский, 1968). Близкую этой позиции заняли Месарович (M. Mesarovic) и соавт., которые предложили заменить принцип оптимальности принципом удовлетворения. Он заключается в предположении, что у природных систем имеется не одна, а множество одинаково предпочитаемых „целей" (стационарных состояний), и система удовлетворяется при достижении любой из них. Такой же точки зрения придерживается и В. Н. Новосельцев (1978).

Тем не менее многие биологи предпочитают пользоваться понятием оптимальности. В наиболее полном виде биологическая теория оптимальности была представлена Р. Розеном (1969). Он считает, что оптимальной структурой является такая, которая требует для поддержания себя минимальных трат вещества и энергии. Эти траты составляют внутреннюю цену данной структуры, в качестве же внешней, согласно Р. Розену, выступают все потери, связанные с давлением естественного отбора. Принцип оптимальности требует, чтобы либо внешняя, либо внутренняя цена, либо и та и другая одновременно минимизировались в ходе развития.

Вообще говоря, идея, заключающаяся в том, что естественный отбор представляет собой силу, направленную на оптимизацию биологических характеристик, весьма популярна среди современных биологов (см., например, Alexander, 1982; Calow, 1983). К тому же очень часто в высказываниях многих авторов идея оптимизации присутствует как бы в завуалированном виде, скажем, во всякого рода утверждениях о целенаправленности поведения живых объектов. Принцип оптимальности биологам-теоретикам импонирует по той причине, что при помощи сравнительно простой системы исходных постулатов можно а priori угадать, какой должна быть та или иная структура или функция, а затем обратиться к эмпирическим данным для проверки истинности высказанной гипотезы. К такой, дедуктивной по сути, логике прибегали D. L. Cohn, J. H. Milsum, F. A. Roberge при прогнозировании параметров кровяных сосудов позвоночных животных, G. E. Belovsky при расчетах наиболее оптимального рациона лося, а также многие другие авторы (см. Розен, 1969; Alexander, 1982). Во всех этих случаях, как правило, исходным постулатом служит тезис, согласно которому выживают организмы, наиболее экономно расходующие вещества и энергию на поддержание структуры, что, видимо, дает им возможность накопить больше энергии в виде биомассы. Приятно удивляет близость теоретически предсказанных величин выявленным в

действительности.

Споры, возникающие вокруг применимости идеи оптимизации в биологии, во многом объясняются недоразумениями логического или даже семантического плана. Существует много разных трактовок понятия оптимальности — от чрезвычайно узких до беспредельно широких. Так, Бордли (Bordley, 1983) считает, что во всех областях естествознания очень часто законы конструируются на основе принципиально важного, но чаще всего лишь подразумеваемого предположения, согласно которому природе свойственна повторяемость (инвариантные свойства), определенная направленность развития, а это с необходимостью влечет за собой появление научных теорий, в которых предусмотрена максимизация (или минимизация) неких переменных. С этих позиций такие положения, как принцип наименьшего действия в механике и законы термодинамики, тоже можно рассматривать как оптимизационные принципы, хотя физики предпочитают называть их иначе — вариационными. В таком понимании идея оптимальности, конечно же, применима и в биологии. Если же принять на веру другую крайность и данный принцип истолковывать как требование наличия в природе направленности и инвариантности, доведенных до своего наивысшего предела, когда из всех теоретически возможных способов поведения каждый раз реализуется одно и то же состояние с характерным для него экстремальным значением целевой функции, то такое понимание не выдержит проверки опытом. По-видимому, стремление достичь экстремальных значений представляет собой неотъемлемую черту поведения живых систем, хотя, как будет показано ниже, эта „цель" по ряду причин очень редко реализуется полностью. Тем не менее это отнюдь не означает, что такой тенденции вовсе нет. Таким образом, если несколько ослабить требование предельно строгой детерминированности, на которой настаивали некоторые сторонники этого подхода, то, пожалуй, довольными останутся как они, так и их оппоненты.

Мы пришли к заключению, что процесс самоорганизации биосистем, направляемый координационными ограничениями, связан с повышением эффективности работы биосистем, т. е. представляет собой акт оптимизации. Одним из условий, обеспечивающих повышенную эффективность, является, по-видимому, присущее биосистемам функциональное разнообразие, причем при прочих равных условиях валовая эффективность использования энергетических ресурсов тем выше, чем выше степень дифференциации видов в ценозах, особей — в популяциях, органов, тканей, клеток и молекул — в организме. Данное утверждение в более сжатом виде выглядело бы так: специализация повышает эффективность. Однако вследствие значительных трудностей, возникающих при попытке дать достаточно строгое определение термину специализации, используемому в разных контекстах, предпочтительнее говорить о разнообразии, тем более что для количественной оценки последнего существуют готовые формулы. Скажем, в экологии разнообразие видов оценивается с помощью формулы К. Шеннона, первоначально предназначавшейся для измерения количества информации, передаваемой по каналу связи.

Данная гипотеза, хотя и формулировавшаяся разными авторами по-разному, тоже весьма стара. О прогрессивном значении дифференциации и специализации в эволюции говорили еще К. М. Бэр и А. Мильн-Эдвардс, затем — Ч. Дарвин, в наше время — И. И. Шмальгаузен, А. Н. Северцов и другие крупные эволюционисты. Истоки ее находятся, видимо, в сфере экономики и техники. Во всяком случае для представителей этих областей знания она стала почти что. трюизмом. После того, как кибернетика занялась живыми организмами, эта идея уже в который раз была „открыта" биологами (см., например, Эшби, 1964) .

Формула „специализация повышает эффективность" с учетом других высказанных положений касательно закономерностей функционирования дает следующий вывод: лишь координация ведет к созданию и сохранению разнообразия, в то время как селфинг направлен на вытеснение одних структур другими. Сообщество „заинтересовано" в поддержании как можно большего разнообразия видов, генотипов, органов, тканей, клеток и молекул, ибо это разнообразие повышает эффективность аккумуляции солнечной энергии, в то время как отдельные видовые популяции, с одной стороны, стремятся к сохранению и

увеличению разнообразия собственных структур (поскольку они осуществляют координацию работы своих особей и нижележащих уровней), но с другой — постоянно прилагают усилия к вытеснению других видов сообщества. То же самое относится и к другим структурным уровням. Селфинг особей состоит в стремлении вытеснить все морфы (генотипы), кроме одной, наиболее удачной. Конкуренция, как мы видели, наблюдается и на суборганизменных уровнях.

Этот вывод представляется очень важным в аспекте эволюционной биологии, и мы к нему еще вернемся.

Таким образом, физическую природу функционирования биосистем можно охарактеризовать при помощи двух дополнительных постулатов:

Постулат 5. Координация, на каком бы из структурных уровней она ни происходила, направлена на выживание, а также на оптимизацию работы биосистем, что выражается в увеличении биомассы системы ($B \text{ \textcircled{R} } \text{tax}$) за счет роста валовой эффективности накопления энергии $E = P/C$. Поэтому для стационарного состояния, куда сходятся кривые поведения биосистем, по сравнению с другими состояниями характерны минимум неиспользованной энергии и минимум интенсивности метаболизма ($F = \min; R/B = A/B = \min$).

Постулат 6. При прочих равных условиях валовая эффективность аккумуляции энергии E тем выше, чем больше степень специализации биосистемы, выражаемая через структурное и функциональное разнообразие.

Совокупность всех шести постулатов (первые четыре см. на с. 126—127) в дальнейшем будем называть теорией функционирования биосистем.

Итак, можно считать, что первый этап на пути к построению общебиологической теории пройден, хотя пока не ясно, насколько плодотворным он был, ибо полученная система постулатов пока не показала себя в действии. Необходимо сравнить ее с той системой взглядов, которая составляет основу дарвинизма.

Основным методологическим приемом, который лег в основу всей книги, был следующий: чтобы построить общебиологическую теорию, включающую в себя принципы функционирования и законы развития биосистем, следует начинать с первых, которые послужат затем в качестве основной части эксплананса в объяснении фактов, касающихся развития. Таким же путем шел и Дарвин. Его теория функционирования опиралась на понятие борьбы за существование; кроме того, она содержала не в столь явном виде положение о функциональной зависимости между частями организма. Дарвин акцентировал конкуренцию и другие негативные аспекты отношений между организмами, а что касается суборганизменных связей типа „часть—часть" и „часть—целое", то здесь он видел лишь кооперацию и строжайшую иерархию функций.

Наша схема организационных отношений куда более сложная. Мы убедились, насколько трудно получить однозначный ответ на вопрос о том, можно ли считать отношения между организмами того же или разных видов негативными на той лишь основе, что они, по крайней мере в течение некоторого времени, лучше себя чувствуют в отсутствие соседей. Н пришли к выводу о наличии на уровне биоценоза не только конкуренции и других форм «борьбы» но и иерархии функций. Конкуренцию внутри вида нашли особенно сильной. Но в природных популяциях не менее распространены и разные формы внутривидовой кооперации, что говорит о функциональной зависимости компонентов популяции. В многоклеточном организме управление „несовершенно", поскольку отсутствует предельно строгая иерархия функций. «Борьба» присутствует и здесь. Как и зависимость, она пронизывает буквально все этажи структурной иерархии. Имея в виду эти факты, конечно, нельзя требовать, чтобы теория функционирования сохранила свою первоначальную простоту. Выражаясь нашими терминами, Дарвин говорил в основном о селфинге особей и видов, уделяя недостаточно внимания координационным ограничениям, вынуждающим к дифференциации, кооперации и функциональной зависимости. И наоборот, на уровне организма и его подсистем он видел присутствие лишь жесткой координации, которая, как он полагал, должна полностью исключить возможность конкуренции, а значит, и отбора.

Что касается физической природы функционирования, то Дарвин представлял себе ситуацию таким образом, что в борьбе за существование выживают и оставляют больше потомков те особи, которые более конкурентоспособны, лучше противостоят дефициту пищи и других ресурсов, а также давлению со стороны хищников, паразитов и абиотических условий. В качестве интегрального показателя приспособленности Дарвин предложил выживаемость. Согласно его учению, „цель" живых систем состоит в минимизации потерь, связанных с действием неблагоприятных условий среды.

В СТЭ выживаемость была заменена темпами репродукции. Согласно этой концепции, эволюция есть соревнование особей (генотипов) и видов в темпах заполнения воображаемого экологического вакуума. Если возвратиться к уже приводившемуся выражению для удельной скорости репродукции r (см. с. 72), то можно прийти к заключению, что Дарвин акцентировал внимание на смертности d , а также на соотношении r/b , которое можно рассматривать и как выживаемость, и как эффективность репродукции, в то время как представители СТЭ говорят в основном об абсолютных и относительных темпах роста численности как таковых. Как нам кажется, эта разница в подходах объясняется тем обстоятельством, что более поздние последователи Дарвина, за некоторым исключением, отбросили учение о борьбе за существование как излишнее, а ведь в нем содержалась идея о том, что с каждой последующей генерацией вероятность выживания потомков перед лицом неблагоприятных условий среды становится все больше — в этом и заключается „смысл" эволюции на уровне вида. Дарвин мало говорил о темпах роста, его интересовали главным образом популяции, находящиеся и стационарном состоянии. Отсюда и появление у него понятий избыточности потомков и дефицита ресурсов. Он полагал, что мишенью естественного отбора как раз и становится этот избыток, истребляемый дифференциальным образом (см. постулаты дарвинизма на с. 45—46). Тут уместно вспомнить хорошо известную экологам концепцию r - и K -отборов (R. H. Mac Arthur, E. O. Wilson), согласно которой r -отбор направлен на увеличение темпов репродукции; он имеет место в экологическом вакууме, в то время как K -отбор работает на эффективность роста и размножения и наблюдается в стационарном состоянии или при приближении к нему. С учетом этого можно заключить, что СТЭ имеет дело главным образом с r -видами и r -отбором, а Дарвин тяготел к понятию естественного отбора, который сейчас мы назвали бы K -отбором.

Дилемму „эффективность или скорость" мы склонны решать в пользу эффективности. На наш взгляд, наращивание скорости метаболизма и темпов репродукции имеет ценность для биосистем лишь в довольно редких эпизодах, главной же стратегией во всех процессах самоорганизации является тенденция к возможно более эффективному использованию поступающей энергии. В этой связи можно полагать, что Дарвин и в этом вопросе был ближе к истине, нежели теперешние сторонники СТЭ. Но в то же время следует сказать, что наша позиция в нескольких немаловажных аспектах отличается от той, которую отстаивал Дарвин. Во-первых, представляется, что увеличение эффективности роста и репродукции не есть самоцель: оно ведет к росту биомассы живого вещества как в пересчете на единицу занятой организмами площади, так и в абсолютных значениях. Во-вторых, эта же „цель" — увеличение стационарной биомассы — характерна не только для популяции, но и для остальных типов биосистем. В результате „цели" разных подсистем неизбежно должны вылиться в конфликт, который разрешается путем установления довольно сложной картины соподчинения (см. рис. 8). И наконец, в отличие от традиционной точки зрения, мы полагаем, что стремление наращивать эффективность функционирования характерно для всех известных нам процессов самоорганизации безотносительно к масштабам времени, которое требуется для их осуществления: при самосборке макромолекулярных комплексов и клеточных агрегатов, при индивидуальном развитии, при переходе популяций и сообществ в состояние стационарности и, конечно, при эволюционном развитии. Такая позиция диктуется принятой нами концепцией полного причинного объяснения, согласно которой в биосистемах постоянно присутствуют сравнительно инвариантные во времени функциональные ограничения, которые и определяют направленность всех без исключения процессов

развития.

Лекавичюс Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс, «Мокслас», 1986. - 273 с.

ГЛАВА 5. ОБОБЩЕННАЯ МОДЕЛЬ АДАПТИВНЫХ ПЕРЕСТРОЕК

В настоящей главе нам предстоит заняться ответами биосистем на изменения в среде. Имеются в виду не только реакции на сдвиг физических параметров среды, но и на вариации биотического окружения. В эти реакции могут вовлекаться лишь отдельные молекулы и клетки, но могут иметь место и перестройки на уровне популяции и биоценоза. Вдобавок они могут различаться по временным масштабам: скажем, модификация третичной структуры белковой молекулы в ответ на изменение в среде может занять доли секунды, в то время как смена видов-доминантов или возникновение устойчивой генетической линии может потребовать многих лет. Цель настоящей главы состоит в создании общей модели адаптивных перестроек, такой, которая охватила бы все частные аспекты этой проблемы, придав им взаимозависимый характер. Сначала сделаем краткий обзор эмпирических данных, говорящих о способности биосистем противостоять изменениям в среде, приспособляться к ним, а также попробуем обобщить опыт, который был накоплен биологами-теоретиками в деле построения общей теории адаптации.

5.1. Основные понятия

Окружающему нас миру присуща временная вариабельность: имеются хорошо выраженные суточные, сезонные или многолетние колебания температуры, интенсивности солнечного излучения, фотопериода, силы и направления ветра, количества осадков и т. д. Кроме периодической, легко прогнозируемой составляющей в колебаниях этих параметров присутствуют и „случайные“, трудно предсказуемые флуктуации, подчас представляющие собой необычные по силе отклонения от средней для данного географического района величины. Кроме того, возможны не только колебания, но и направленные, с явной долговременной тенденцией изменения в физическом окружении. Не менее значительной является пространственная неоднородность условий существования. Кроме хорошо знакомых всем нам различий между абиотическими условиями в разных климатических зонах существует целая гамма куда более тонких отличий в пределах одного географического района и даже на рядом находящихся участках.

В последнее время живая природа испытывает сильное давление со стороны человека, который в своем стремлении преобразить окружающий мир загрязнил его отходами своей деятельности и даже истребил многие виды и целые биоценозы. Таким образом, кроме естественных изменений физических и биологических параметров мы наблюдаем сейчас и антропогенные сдвиги, причем последние принимают все более грандиозные масштабы. Хорошо известно, что живые организмы очень чувствительны к возмущениям извне независимо от того, являются ли они изменениями физических или биотических факторов. Прямые эффекты ухудшения среды могут выражаться в потере оптимума организмами, в снижении способности к репродукции, гибели особей и целых видов, в разрушении экологических ниш, трофических цепей и деградации всего биоценоза. Степень разрушения, конечно, зависит от силы возмущающего фактора, а также темпов ухудшения среды. Однако биологам хорошо известна и «обратная сторона медали»: живые системы не являются пассивными перед лицом разного рода неожиданностей, они проявляют значительную пластичность, т. е. могут перестраивать свою структуру и метаболизм таким образом, что в конечном итоге эти возмущения становятся для них частично или даже полностью безвредными. В таких случаях говорят о способности организмов к адаптации, об их приспособляемости. Оценка адаптивных возможностей биосистем и связанный с ней прогноз последствий разного рода возмущений, особенно с учетом влияния человеческой деятельности - это, безусловно, одна из наиболее актуальных задач фундаментальных наук на сегодняшний день. К сожалению, с этой задачей наука пока справляется с трудом. Основным препятствием на этом пути, видимо, является отсутствие общей теории адаптации, а точнее

такого ее варианта, который обладал бы не только объяснительной, но и предсказательной силой, и вдобавок содержал бы достаточно конкретные положения, легко превращаемые в проверяемые эмпирическим путем гипотезы.

У термина «адаптация», или приспособление, нелегкая судьба. Это, пожалуй, наиболее часто употребляемое биологами понятие, более того — оно является центральным во всех общебиологических теориях. Этим термином обозначают не только наличную структуру или функцию (скажем, рука представляет собой приспособление для манипуляции над всякого рода предметами), но и процесс, иногда весьма растянутый во времени, становления этой структуры или функции. Эти два аспекта одного и того же понятия (статичный и динамичный) не находятся в противоречии, поскольку процесс адаптации, видимо, в реальной ситуации никогда не прекращается из-за невозможности достичь идеального и окончательного приспособления. Так что статичный аспект является производным от динамического и может быть при надобности выведен из последнего.

Далее, адаптация может быть генетической и негенетической. В первом случае приспособление требует возникновения новой генетической информации за счет мутаций или рекомбинаций, фактически — это эволюция организмов, сопровождаемая приобретением ими новых генетически закрепленных качеств. Когда речь идет о негенетической адаптации, имеются в виду перестройки в пределах тех возможностей, которые дозволены в рамках уже существующих генов и генотипов. Примерами последней может служить закаливание ребенка, колебания аллельных частот в природных популяциях в ответ на сезонные сдвиги в погоде, сезонная сукцессия видового состава у зоопланктона озера и т. д. Такое разночтение термина „адаптация“ представляется вполне уместным, оно даже полезно в целях синтеза знания, ибо несмотря на весьма значительные различия в механизмах генетической и негенетической адаптации и во временной шкале, свойственной этим способам приспособления, в наиболее существенных чертах оба они сводятся к повышению приспособленности организмов, и вся проблема состоит лишь в том, как найти такую меру приспособленности, которая подошла бы для них обоим.

Первое, что приходит на ум, — это то, что с помощью генетических и негенетических перестроек биосистемы повышают свои шансы на выживание и репродукцию в новых для них условиях существования. Под адаптацией в широком смысле слова как раз и понимают чаще всего спровоцированные изменением среды обитания ответные реакции живых организмов, ведущие к восстановлению временно потерянной жизнеспособности или потенции к репродукции. Если организмы гибнут в результате неблагоприятных изменений в среде или хотя бы теряют способность к воспроизводству, что тоже в конце концов заканчивается вымиранием, — в таком случае, естественно) ни о каком приспособлении не может быть и речи. Слово „адаптация“ подразумевает только благоприятный исход. Пока мы удовлетворимся такой дефиницией данного термина.

Близким по смыслу следует считать и термин гомеостаз. Как известно, положение о гомеостазе было предложено К. Бернардом и У. Кенноном для описания факта сравнительной стабильности внутренней среды на фоне изменяющейся внешней. Согласно их точке зрения, гомеостаз — это свойство целостного организма, оно имеет явное адаптивное значение. Характерным признаком гомеостаза считается наличие так называемого гомеостатического плато на кривой зависимости показателей метаболизма от значений внешнего параметра. Конечно, такое постоянство некоторых характеристик метаболизма возможно лишь благодаря варибельности других, менее существенных показателей.

Со временем данное понятие все более обогащалось. Стали говорить, например, о гомеостазе на клеточном, тканевом, а затем и на популяционном и биоценотическом уровнях. Такая экстраполяция термина объясняется, видимо, тем, что исследователи усмотрели нечто общее в поведении разных типов биосистем.

Утвердилось мнение (и мы будем следовать ему в дальнейшем), что гомеостаз наблюдается при сравнительно слабых, привычных для данного биологического вида сдвигах в среде, а адаптация — это ответ на всякие, в том числе и более значимые, непривычные возмущения.

Скажем, физиологические реакции, вызванные переходом организма животного из состояния покоя в состояние бега, описываются обычно в терминах гомеостаза, в то время как переезд жителя равнины в высокогорный район или южанина — в Заполярье требует более значительных перестроек метаболизма, и в этом случае гомеостатическое плато сохраняется не всегда. Таким образом, способность к гомеостазу можно рассматривать как частный случай адаптивности.

Термином адаптивности (*adaptability*), или приспособляемости, определяют способность живых систем к приспособлению. Естественно, что виды, как и отдельные фенотипы внутри вида, могут значительно отличаться по приспособляемости к сдвигам в среде.

Еще одно важное понятие в теории адаптации — это приспособленность, или степень приспособления (*fitness*). Это количественная мера соответствия организмов внешним условиям. Понятно, что сразу же после резкого и необычного изменения в среде должен наблюдаться спад приспособленности, и суть процесса адаптации сводится к ее восстановлению, частичному или полному. Поскольку, как было отмечено, критериями адаптации принято считать выживание и репродукцию, ясно, что понятие приспособленности предназначено для количественной оценки этих показателей.

В зависимости от природы агента, появление или изменение которого спровоцировало процесс приспособления, можно говорить о коадаптации как приспособлении частей биосистем друг к другу, а также об адаптации в узком смысле слова, подразумевая под этим процесс возникновения резистентности к климатическим, эдафическим и другим абиотическим условиям.

Необходимо также обратить внимание на разного рода аналоги термина „адаптация“, которыми пользуются специалисты для описания разных аспектов процесса приспособления. Так, экологи говорят об акклиматизации организмов, имея в виду адаптацию к новым климатическим условиям и биотическому окружению. Акклимацией называют реакции организмов на сдвиги какого-либо одного из внешних параметров, например, температуры или давления.

5.2. Значение структурного и функционального разнообразия в приспособительных реакциях

Как уже отмечалось, адаптация может быть генетической и негенетической. Приведем несколько примеров и той и другой. При этом коснемся главным образом приспособления к абиотическим условиям, хотя это не значит, что коадаптация заслуживает меньшего внимания или что закономерности взаимоприспособления организмов или их частей друг к другу в корне отличаются от реакций на климатические или другого рода сдвиги физических параметров.

Согласно физическим законам, повышение температуры среды на 10°C должно вести к 2—3-кратному росту скорости всех химических реакций ($Q_{10} = 2—3$). Этой закономерности подвластны и биохимические реакции, идущие *in vitro*. Тем не менее живым организмом это правило часто не соблюдается. Для него Q_{10} в некотором диапазоне температур может быть близким единице, что говорит о независимости скорости метаболизма от температуры среды.

Исходя лишь из законов физики, следует ожидать, что особи того же или разных эктотермных (= пойкилотермных) видов, обитающие в высоких широтах, будут иметь в несколько раз меньшие темпы метаболизма по сравнению с их сородичами из более низких широт. Однако биологам известно, что многие холодноводные популяции животных или близкие виды почти не отличаются по скорости роста массы тела, темпам дыхания и перемещения в пространстве от более тепловодных популяций и видов (Хочачка, Семеро, 1977). Если же холодноводные и тепловодные организмы поместить в одинаковые температурные условия, то оказывается, что скорость метаболизма у холодноводных намного выше. То есть кривая зависимости темпов метаболизма от температуры тела у тепловодных оказывается сдвинутой вправо, в сторону более высоких температур.

Положительная корреляция между температурной устойчивостью вида (устойчивостью к

экстремально низким и высоким температурам) и температурой среды обитания не вызывает сомнений. Данные, полученные на 379 видах высших растений, наглядно иллюстрируют этот вывод (рис. 9). Здесь показана теплоустойчивость движения протоплазмы у растений) взятых из разных географических широт. Четко видно, что с повышением средней температуры среды обитания наблюдается и рост теплоустойчивости клеток. Примечательно то, что, как можно судить из рисунка, в процессе эволюции имело место перемещение всей кривой, а не растягивание ее вширь. Нет сомнения в том, что все или по крайней мере большинство биогеографических различий между популяциями и видами закреплены наследственно. А сейчас — несколько примеров негенетической адаптации. Каждый, кто ловил рыбу зимой, знает, что она не кажется заметно медлительнее, чем летом, хотя температура воды опускается порой с 22°C летом до 2°C зимой, что должно сопровождаться, если следовать законам физики, 4 - 9 кратным спадом темпов метаболизма. Сравнительное постоянство метаболизма в течение года обусловлено тем, что у рыб и других водных эктотермов наблюдается перемещение кривой „темпы метаболизма — температура среды" в сторону более высоких температур летом и в обратную сторону зимой (Шмидт—Ниельсен, 1982). Иными словами, наблюдается картина, схожая с той, которая была получена и при изучении географически отдаленных рас и видов растений (рис. 9). Отличие состоит лишь в темпах приспособления: дивергенция и обособление географических рас и видов растений потребовали длительного промежутка времени, исчисляемого по меньшей мере тысячами лет, в то время как адаптация к сезонным колебаниям температуры осуществляется в течение нескольких суток или недель.

Адаптация требует времени, она, как правило, не может произойти мгновенно. И тем не менее некоторые организмы, особенно обитающие в высокоизменчивой среде, отличаются крайне высокими темпами приспособления. Это характерно, например, для брюхоногого моллюска *Littorina littorea*, обитающего в литорали водоемов. Дыхание этого моллюска, по данным Ньюэлла и Пая (R. C. Newell, V. I. Pae, взято из Хочачка, Семеро, 1977), почти не реагирует на резкое изменение температуры в пределах от 0 до 30°C в мае, но проявляет чувствительность к этим возмущениям зимой. Вообще говоря, наибольшая приспособляемость и гомеостатичность биохимического и физиологического типа характерна для организмов, обитающих в изменчивой среде, в то время как стенопотентные виды бедны в отношении реакций на внешние возмущения.

Устойчивость животных к температурам сильно зависит от времени года. Так, по данным Фрайя (F. E. J. Fry, взято из Шмидт-Ниельсен, 1982, с. 320), летом верхняя летальная температура для сомика *Ictalurus nebulosus* равна 36°C, и зимой они гибнут уже при 28°C. Миллер (L. K. Miller, там же, с. 321) сообщает, что для гибели жуков *Pterosticus brevicomis* — обитателей Аляски — летом требуется всего - 6,6°C, в то время как зимой они выживают и при -35°C.

Известно, что оптимальная в отношении фотосинтеза температура гораздо ниже у растений северных районов по сравнению с южными видами. Известно и то, что температурные оптимумы фотосинтеза у многих растений средних широт перемещаются в сторону более высоких температур летом и в обратном направлении — зимой (Лархер, 1978).

Специалисты по экологии растений различают «тепловую настройку» и «тепловую закалку». При первом способе адаптации даже незначительные изменения температуры среды сопровождаются соответствующим сдвигом теплоустойчивости. Такое наблюдается главным образом у водорослей. Причем «настройка» занимает всего несколько часов. Дня мохообразных и цветковых растений более характерна „тепловая школка", когда в диапазоне температур, близких к оптимальным, теплоустойчивость растения остается постоянной, а подгонка устойчивости к изменившимся условиям имеет место лишь при действии супероптимальных температур (Горышина, 1979; Галочка, 1981). Примером „закалки" могут служить данные А. Язкулыева, полученные на пустынном злаке *Aristida karelini* (рис. 10а). Здесь показано изменение в течение суток теплоустойчивости клеток листа в ответ на колебания температуры воздуха. Как видите, кривая устойчивости следует за кривой

наличной температуры, и это отставание составляет где-то около 3—4 ч. Видимо, столько времени требуется для осуществления соответствующих перестроек в метаболизме. При более грубом временном масштабе в ходе сезонной ритмики корреляция между теплоустойчивостью и температурой воздуха кажется идеальной, стопроцентной (рис. 106). Сходная картина наблюдается в реакции растений на холод (Горышина, 1979).

У растений ярко выражена и адаптация к пространственной и временной гетерогенности световых условий. Так, расчеты с позиций теории оптимальности показывают, что расположение листьев в виде монослоя (например, сплошные заросли ряски на поверхности пруда) менее эффективно в отношении аккумуляции солнечной энергии, чем многоэтажное размещение листьев на отдельном растении и ярусное расположение растений в ценозе. Кроме того, листья верхних слоев кроны деревьев обычно расположены почти вертикально, глубже — более наклонно, а в нижних слоях, получающих лишь рассеянный свет, — горизонтально. Эта закономерность хорошо прослеживается и в лесных насаждениях, и в посевах сельскохозяйственных культур. Измерения и расчеты показывают, что таким образом достигается оптимизация процесса поглощения энергии солнечных лучей. С этих позиций находят объяснение и типичные для деревьев куполообразная, полусферическая или конусовидная формы кроны. И еще: в листьях растений нижних ярусов содержится, как правило, повышенное количество хлорофилла („теневые" растения). Более того, для освещенных частей кроны характерны листья с меньшим количеством хлорофилла по сравнению с листьями нижних и внутренних частей кроны („теневые" листья). Как „теневые" растения, так и „теневые" листья имеют пониженную величину светового насыщения и более низкую точку компенсации фотосинтеза, что повышает эффективность перехвата энергии фитоценозом.

Отношение растения к свету обычно изменяется в течение онтогенеза. Как правило, всходы и молодые растения теневыносливее более рослых особей. Это и понятно, в противном случае родители „задушили" бы своих же потомков. Следует отметить, что, если лесное дерево произрастает на открытом месте, где нет затенения, проростки реагируют на свет, как и взрослые растения.

По данным Г. Лита (Н. Lieth, взято из Горышина, 1979, с. 49), точка компенсации фотосинтеза (освещение, при котором ассимиляция равна дыханию, т. е. $A = R$) у травянистых растений лиственного леса заметно понижается, начиная с апреля, когда на деревьях появляются листья, преграждающие солнечным лучам путь к нижним ярусам. Естественно, это требует значительных перестроек всего фотосинтетического аппарата. Тут может иметь место также вытеснение части светлюбивых трав более приспособленными к росту в тени видами. Как бы там ни было, в результате этих перестроек фитоценоз повышает эффективность ассимиляции солнечной энергии, находящейся в явном дефиците.

Отношение фотосинтеза к свету у диатомовых водорослей может измениться в течение 1—2 ч настолько, что они из светлюбивых могут превратиться в теневыносливые (Harris, 1973). Это дает им возможность подгонять свой метаболизм не только под сезонные колебания освещенности, но и приравниваться к облачности каждого дня. При этом оптимум (если за него считать максимальный нетто-фотосинтез) смещается в направлении более слабой интенсивности света при повышении облачности и в обратную сторону — при рассеивании облаков.

Если бы потребовалось составить наиболее общее и вместе с тем наиболее компактное представление о механизмах адаптации, то больше всего подошло бы то, которое дано У. Р. Эшби (1959, с. 294): „...только разнообразие может уничтожить разнообразие". Эту формулировку надо понимать следующим образом. Для окружающей среды характерна некоторая неопределенность поведения: среда изменяется во времени и пространстве предсказуемым и трудно предсказуемым образом. В ответ на это во избежание гибели и в целях сохранения своих характеристик в пределах нормы организмы вынуждены обзавестись близким по величине разнообразием репертуара поведения, и каждый раз при определенном сочетании внешних величин подбирать соответствующие им значения внутренних; в

результате некие наиболее важные внутренние характеристики останутся на постоянном или близком к таковому уровне.

«Внутреннее» разнообразие может иметь разные формы в зависимости от того, о каком структурном уровне идет речь. Теоретически возможны следующие формы разнообразия, которые могут быть использованы биосистемами в целях приспособления к изменчивой среде:

1. Вариации функциональных характеристик молекул белков при неизменной первичной структуре.
2. Разнообразие изо- и аллоферментов в клетке.
3. Разнообразие мультиферментных комплексов, органелл, клеток, тканей и органов в организме.
4. Обилие метаболических путей, путей роста и развития, актов поведения (в этологическом смысле этого слова), возможное в рамках унаследованной нормы реакции.
5. Полиморфизм особей, или функционально значимое разнообразие генотипов, в популяции.
6. Видовое разнообразие ценоза.

Причем надо иметь в виду, что в ходе приспособления могут иметь место не только сдвиги в качественном составе ферментов, мультиферментных комплексов, органелл, клеток, тканей, органов, особей и видов, но и количественные вариации этих структур. Скажем, существует возможность не только включения-выключения синтеза определенной формы белка, но и регуляция его концентрации в клетке и организме в целом. Точно так же в ответ на колебания средовых параметров может изменяться относительная частота генотипов, а также абсолютная численность особей в популяциях.

Оказывается, что все эти механизмы приспособления к среде уже были подмечены в тех или иных биологических дисциплинах. Например, на основе предварительных наблюдений, выполненных разными авторами, Хочачка и Семеро (1977) полагают, что биохимические способы адаптации можно свести к трем главным стратегиям. Это включение—выключение синтеза разных изо- и аллоферментов («качественная» стратегия), изменение концентрации соответствующих ферментов в клетке («количественная» стратегия), а также изменение активности предсуществующих молекул ферментов, например, путем модуляции («модуляционная» стратегия). Судя по биохимическим данным, „количественная” стратегия более характерна для микроорганизмов, хотя наблюдается и у эукариотов. Скажем, увеличение концентрации ферментов при низких температурах и уменьшение при высоких могло бы стабилизировать интенсивность метаболизма у эктотермов. Эмпирические данные пока недостаточны для установления роли этой стратегии в процессах биохимической адаптации. Очень много белых пятен и относительно распространенности „модуляционных” способов приспособления. К этой проблеме примыкает и вопрос о месте конформационной гибкости макромолекул в перестройках адаптивного рода. К сожалению, и тут нет полной ясности (см. Александров, 1985). По всей видимости конформационная гибкость большинства ферментов низка, и они могут „работать” лишь в весьма узком диапазоне значений параметров внутренней среды (температуры, рН, ионной силы и др.).

„Качественная” стратегия выглядит более предпочтительной по сравнению с остальными двумя, хотя, видимо, чаще всего в ходе адаптации имеет место совмещение качественного и количественного способов.

Среди сравнительно немногочисленных исследований с целью выявления роли включения—выключения синтеза ферментов в ответных реакциях организмов на изменения в среде выделим следующие. У радужной форели были обнаружены два изофермента ацетилхолинэстеразы, один из которых образуется при 18°C, а другой — при 4°C. При температуре 12°C присутствуют оба варианта. Такое переключение с одного фермента на другой, видимо, является ответом на сезонные сдвиги температуры воды в водоеме (Хочачка, Сомеро, 1977). У радужной форели обнаружен также полиморфизм по изоферментам другого белка — изоцитратдегидрогеназы, причем предполагают, что особи, имеющие несколько форм этого фермента, обладают превосходством над фенотипами, отличающимися

меньшим разнообразием изоферментов (там же) . По данным В. В. Хлебовича (1981) и В. Я. Бергера (1981), в основе механизмов акклимации морских беспозвоночных к непривычной солености лежит дифференциальная активность генов. Подавление транскрипции или трансляции обычно приводит к угнетению процесса приспособления.

Существует немало данных, указывающих на повышение теплоустойчивости ферментов, извлеченных из растений, прошедших «тепловую закалку» (см. Александров, 1985), однако какой именно механизм принимал участие в закаливании — этот вопрос остается во многом неясным.

За последние 20 лет появилось множество работ, в которых показана способность млекопитающих, птиц, насекомых, высших растений отвечать на краткосрочный интенсивный нагрев активацией определенных генов, которая сопровождается усиленным синтезом некоторых специфических белков — hsp (heat shock proteins). При этом синтез обычных белков угнетается. Как оказалось, в клетках птиц и млекопитающих hsp синтезируются постоянно, правда, в незначительном количестве. Синтез специфических стрессовых белков наблюдается также при воздействии тяжелыми металлами и другими химикалиями, при голодании, аноксии. Вполне возможно, что hsp и другие белки „тревоги“ участвуют в ответных реакциях, а не являются прямым эффектом возмущения извне (см. обзор у Adams, Rinne, 1982) .

Эти и аналогичные этим наблюдения привели к предположению, что разнообразие алло- и изоферментов у особей должно положительно коррелировать с разнообразием среды, в которой эти организмы обитают. Хотя окончательного и однозначного решения этого вопроса пока не существует, эта гипотеза нашла немалое число сторонников. В частности, многие генетики на основе обширных исследований, проведенных на природных популяциях животных и растений, приходят к выводу, что гетерозиготы отличаются большей адаптивностью по сравнению с гомозиготами (см. обзоры Хочачка, Сомеро, 1977; Nevo, 1976; Powell, Wistrand, 1978). В поддержку этой мысли говорят и факты, свидетельствующие о свойственной гетерозиготам большей дисперсии биохимических показателей (Koehn, 1978). Следует кратко остановиться на других формах организменных способов приспособления: физиологической, морфологической и поведенческой.

Лишь весьма условно можно говорить о биохимии и физиологии как о двух разных областях биологии. Столь же субъективным является и разделение соответствующих механизмов приспособления. Принято считать, что биохимия кончается там, где начинаются межклеточные взаимодействия, которые, как известно, основаны главным образом на гормональных и нервных способах коммуникации. Между тем физиологию интересуют и процессы, имеющие место внутри клеток. Поскольку нервная система и гормоны могут участвовать в регуляции активности генов, ясно, что физиолог не может ограничиваться лишь над клеточными явлениями.

Многие примеры, описанные выше, представляют собой случаи физиологической адаптации. Для более полного представления о разнообразии физиологических ответов можно напомнить также явление диапаузы у насекомых, которая представляет собой, видимо, ответ на изменение фотопериода и температуры. Однако наибольшими возможностями к перестройкам физиологии обладают высшие животные.

Главным механизмом терморегуляции у млекопитающих является система „гормоны щитовидной железы - АТФазная система мембран печени, мышц и почек“. Здесь мы находим также предназначенное специально для подогревания тела образование — бурую жировую ткань. В период акклимации к холоду митохондрии клеток этой ткани обрастают жировыми капельками, которые служат „топливом“. Эта ткань, конечно, тоже находится под гормональным контролем. Главное отличие теплокровных животных от эктотермных состоит в том, что усилия последних сводятся главным образом к приспособлению внутриклеточного метаболизма к колебаниям температуры тела, в то время как у теплокровных животных варьирует в основном количество производимого ими тепла, в результате чего температура тела поддерживается на постоянном уровне. Отсюда трудно ожидать у теплокровных

наличия большого разнообразия изо- и аллоферментов, отличающихся по температурным оптимумам.

Морфологические ответы на изменения в среде состоят в образовании одних и разрушении других субклеточных структур, тканей, органов. Понятно, что новообразованные структуры хоть в чем-то должны отличаться от исходных, потерявших свое значение в новых условиях. Таким образом, если биохимическая адаптация зиждется на разнообразии реакций и путей метаболизма) то морфологическая обусловлена разнообразием структур, возможных на базе данного генотипа особи. Тем не менее невозможно найти четкую грань, отделяющую одни организменные способы приспособления от других. Ведь изменение морфологии невозможно без подчас существенной перестройки физиологии и клеточной биохимии. Несмотря на отмеченное, можно думать, что морфологическая адаптация более характерна для растений, нежели для животных. В ответ на изменение условий произрастания у растений могут варьировать: форма и размер клеток и органелл, структура тканей, соотношение разных органов и их форма, размеры растения и т. д.

Что касается поведенческой адаптации, то тут имеет место как раз обратное: первенство здесь принадлежит животным. Наиболее примитивный и вместе с тем очень надежный способ приспособления — реакция избегания, в ходе которой животное находит наиболее оптимальные для него условия. Кстати, даже некоторые эктотермные животные, например, многие пресмыкающиеся, могут поддерживать температуру своего тела более или менее постоянной благодаря тому, что они греются на солнце в утренние часы и прячутся в тени в самый солнцепек. Многие птицы собираются в тесные группы при низкой температуре и тем самым согревают друг друга. Похожим образом ведут себя детеныши млекопитающих, а также пчелы. Не имея возможности подробно рассмотреть этот очень интересный аспект процессов приспособления, отсылаем читателя, интересующегося теоретической стороной данного вопроса, к удивительной по глубине книге У. Р. Эшби (1964). Тем же, кто желает получить более исчерпывающую информацию о биохимических и физиологических реакциях на возмущения извне, мы рекомендовали бы обратиться еще к следующим источникам: Проссер, Браун. 1967; Сравнительная физиология животных, 1977; Гомеостаз, 1981; Экологическая физиология животных, 1982.

Теперь перейдем к обсуждению роли еще одного типа разнообразия - генетического полиморфизма в процессах приспособления природных популяций к условиям среды. Как стало известно в последние годы, большинству природных популяций растений и животных присуща подчас значительная гетерогенность, т. е. наличие многих отличающихся друг от друга генетически морф (под словом „морфа" здесь и далее будем понимать фенотип, который отличается от другого фенотипа, или морфы, унаследованной нормой реакции). Это особенно справедливо для видов, размножающихся половым путем, где, как правило, каждая особь представляет собой уникум, которому никогда не суждено появиться вновь.

Принципиально важным следует считать то обстоятельство, что полиморфизм природных популяций является, как правило, перманентным, а не преходящим. Значит, существуют силы, его генерирующие и поддерживающие. Что это за силы?

С. Гершензон (1946), изучая природные популяции хомячков, пришел к заключению, что полиморфизм в естественных условиях может поддерживаться благодаря изменчивости условий среды. Сходные с этой идеей высказывались позже (W. Ludwig, H. Levene, E. R. Dempster и Ф. Г. Добжанским). В результате появилась концепция, суть которой состоит в следующем. Как перемещение особей в пространстве, так и изменение среды во времени приводит к тому, что вектор отбора постоянно меняет свое направление, и если крайние значения какого-либо параметра среды наблюдаются достаточно длительное время, это может закончиться превращением мономорфной популяции в полиморфную. Изменение интенсивности и направления отбора препятствует закреплению преимуществ при репродукции за одной из морф, в результате частота отдельных генотипов в природных популяциях должна постоянно колебаться около некой средней.

Проверка данной гипотезы требовала установления корреляции между вариабельностью

среды обитания и степенью генетического полиморфизма или же изучения приуроченности отдельных морф (фенотипов) к тем или иным условиям среды. Такого рода эмпирические данные были собраны (см. Powell, 1975; Левонтин, 1978; Zangeri et al., 1977; Ennos, 1983; Nevo, 1978). Из них следовал вывод о наличии положительной корреляции между полиморфизмом и вариабельностью среды; приуроченность части присутствующих в популяциях морф к субнишам тоже вроде бы была доказана, и хотя многое тут еще не вполне прояснилось, в целом большинство авторов сходятся на мнении, что указанная гипотеза верна.

Окончательному выяснению этого вопроса во многом мешает искусственная изоляция, отделение одних сторон проблемы от других. Р. К. Коуэн (Koehn, 1978) совершенно прав, когда пишет, что представители экологической физиологии заняты изучением ответных реакций на внешние воздействия, но они не уделяют должного внимания проблеме генетического полиморфизма. И наоборот, генетики интересуются полиморфизмом, но часто игнорируют физиологическую и экологическую стороны вопроса. Тем временем наиболее желательным было бы объединение усилий этих двух групп специалистов. Кстати, в этом сообщении Коуэн приводит доказательства того, что имеется тесная корреляция между сезонными колебаниями температуры и солености воды, с одной стороны, и изменениями частот аллелей и генотипов по локусу аминопептидазы у мидий — с другой (см. также Коуэн, 1981). Показано, что этот фермент участвует в клеточной осморегуляции.

Строгие, убедительные данные, свидетельствующие о наличии у коловраток адаптации к сезонным сдвигам температуры воды озера, осуществляющейся путем физиологических реакций и дифференциальной репродукции генотипов, приводит Ч. Кинг (King, 1972). Оказывается, что температурные оптимумы у разных генотипов коловраток сдвинуты относительно друг друга, поэтому при изменении термики озера преимущество при размножении переходит от одной морфы к другой. Генетическое разнообразие, таким образом, участвует в стабилизации плотности и биомассы популяции на фоне постоянно меняющейся среды.

Итак, можно считать почти доказанным, что в природных популяциях многих животных и растений имеется множество морф, специализированных по отношению к той или иной пространственной или временной субнише, и перманентное их присутствие логичнее всего объяснить тем, что среда меняется в пространстве и во времени, способствуя распространению то одной, то другой морфы. Причем имеется в виду, видимо, не только приуроченность морф к разным величинам физических параметров, но и их специализация по отношению к биотическому окружению. Показано, например, что в зависимости от состава произрастающих рядом конкурентных видов, у клевера ползучего может произойти фиксация разных генотипов, приспособленных к сожительству именно с данной группой конкурентов (Turkington, Harper, 1979). Сосуществование клонов асексуальной рыбы *Poeciliopsis* определяется наличием пищевой специализации в условиях дефицита пищи (Vrijenhoek, 1978) - Искусственный отбор на потребление необычной растительной пищи выявил присутствие в природных популяциях насекомых значительного разнообразия морф, каждая из которых специализируется на использовании одного или нескольких видов растений и с трудом или вовсе не может использовать другие виды (Камшилов, 1961). Нетрудно себе представить, насколько полезным для насекомых может быть такого рода полиморфизм в случае резких сдвигов в составе пищевых ресурсов.

В популяции дарвиновых вьюрков, обитающей на одном из Галапагосских островов, были обнаружены повторяющиеся с периодичностью 18 мес значительные различия в размерах и форме клювов и размерах тела птиц. Одновременно с этими изменениями происходило резкое увеличение смертности взрослых птиц. Оказалось, что эти циклы совпадают с циклами осадкообразования: после обильных дождей интенсивно плодоносят растения, имеющие широкие и плотные плоды, для использования которых в пищу необходим широкий клюв, в то время как в засушливые периоды птицы вынуждены переходить на более мелкий и нежный корм, для поимки которого более пригодны небольшой клюв и небольшие

размеры тела. В итоге у данной популяции установился устойчивый полиморфизм по указанным признакам (Price et al., 1984).

Таким образом, дифференциальная репродукция морф (фенотипов) или то, что мы называем естественным отбором, в повседневной жизни выполняет, видимо, куда более скромную, нежели в эволюции, но весьма важную „работу“, понижая вероятность вымирания видов после довольно часто наблюдаемых в природе резких флуктуаций физических или биотических параметров. При этом имеют место лишь колебания частоты морф около некой средней величины, так что, несмотря на явное присутствие естественного отбора, вряд ли этот способ адаптации следует относить к генетическому (см. определения в разд. 5.1).

Приспособительное значение полиморфизма состоит не только в том, что он снижает вероятность гибели популяций — он к тому же, по всей видимости, сглаживает колебания численности особей и увеличивает эффективность использования ресурсов популяцией. Впервые мысль о связи между полиморфизмом и демографией была высказана Фордом (E. V. Ford, взято из Richardson, 1977, с. 366). Опираясь на свои наблюдения над дикими популяциями бабочек, он пришел к выводу, что падение плотности популяции, вызванное действием неблагоприятного фактора, должно сопровождаться повышением ее устойчивости к этому фактору, ибо элиминируются главным образом чувствительные морфы, а более устойчивые гибнут реже. Повышение устойчивости, в свою очередь, тормозит дальнейший спад численности. Степень генетического полиморфизма в этой фазе будет сравнительно низкой. Если через некоторое время давление со стороны внешнего агента ослабевает, плотность популяции быстро восстанавливается, однако популяция снова обогащается чувствительными морфами, что препятствует чрезмерному росту численности. Таким образом, дифференциальная репродукция морф может служить в качестве своеобразного буферного механизма, препятствующего как чрезмерному росту, так и опасному спаду плотности. Это свойство полиморфных популяций было названо Д. Пиментелом генетической обратной связью (Pimentel, 1961) и им же изучено в деталях (Pimentel, Al-Nafidh, 1965; Pimentel, 1968; Pimentel, Stone, 1968). Он к тому же экстраполировал эту идею в сферу микроэволюции. Путем элегантно поставленных экспериментов (объекты — комнатная муха и паразитирующая на ней оса) он сумел показать, что процесс самоорганизации системы «паразит—хозяин», продолжавшийся многие генерации, идет в сторону увеличения средней устойчивости хозяина и снижения вирулентности паразитов. В результате этих перестроек заметно снижается амплитуда колебаний плотности взаимодействующих видов, паразиты довольствуются продукцией хозяина, находящейся в избытке, не посягая, как на начальных этапах эксперимента, на большее. Достигается это благодаря тому, что плотность паразита влияет на генетическую структуру популяции хозяина, а последняя, в свою очередь, отзывается на плотности и генофонде популяции паразита. Кстати, с этих позиций нетрудно объяснить, почему в устоявшихся, коадаптированных наборах видов обычно не происходит резких колебаний численности и тем более элиминации видов. Пример коэволюции, сопровождаемой коадаптацией австралийских кроликов и вируса миксоматоза (Fenner, 1965), может служить хорошим дополнением к отмеченному.

О связи степени полиморфизма с эффективностью использования ресурсов популяцией уже говорилось выше. Хочется лишь напомнить вывод, к которому мы пришли на основании результатов экспериментов, выполненных с дрозофилой и дафнией: полиморфным группам свойственна повышенная по сравнению с мономорфными плодовитость в расчете на особь. Исходя из этих данных, можно предположить: чтобы проявился благоприятный эффект полиморфизма, вовсе не обязательна временная вариабельность в составе пищевых ресурсов. Достаточно, видимо, наличия разнообразия в составе доступных источников пищи и связанной с ним пищевой специализации особей.

Экологи проявляют не меньшее внимание к видовому разнообразию, чем генетики — к внутривидовому. Однако, если судить по экологической литературе последних лет, то с сожалением приходится отметить, что мнения относительно роли многообразия видов в

поддержании устойчивости биоценозов на фоне изменчивой окружающей среды очень уж расходятся, и пока нет даже и намека на быстрое решение этого вопроса.

Больше 30 лет в экологии существует гипотеза о том, что видовое многообразие увеличивает стабильность функциональных характеристик биоценоза на фоне изменяющейся среды. Согласно этой точке зрения, при колебаниях физических и биотических параметров во времени или их гетерогенности в пространстве создается большое множество экологических ниш, в каждой из которых наилучшим образом чувствует себя лишь один из видов. Иными словами, температурные или другого рода оптимумы у видов сдвинуты относительно друг друга, поэтому вариабельность внешних параметров не дает абсолютных преимуществ ни одному из видов ценоза. Такая специализация видов, естественно, должна способствовать стабильности суммарной биомассы сообщества, ибо существует небольшая вероятность такого изменения окружающей среды, когда ни один вид сообщества не сможет выжить и компенсировать потери биомассы другими. Кроме того, в искусственно обедненных видами сообществах следует ожидать значительных колебаний суммарной биомассы и темпов энергетических потоков.

К 1969 г. эта гипотеза была принята многими, однако спустя несколько лет сторонники формального подхода показали, что с увеличением числа элементов в системе и возрастанием их связанности (connectance) устойчивость должна снижаться. Позже другие модельеры нашли, что в зависимости от исходных положений модель может выдать и прямо противоположный ответ. В пестром потоке всевозможных мнений первоначальная гипотеза, казалось, и вовсе растворилась, о ней вроде бы и позабыли. Стало неясно даже, о стабильности чего идет речь. Некоторые авторы придерживались мнения, что видовое многообразие стабилизирует самое себя. В такой постановке данный вопрос, конечно, теряет свой смысл. Ведь ясно, что устойчивость суммарных функциональных показателей (биомассы, потока энергии) невозможна без подчас значительного колебания численности особей в видовых популяциях. Адаптация и гомеостаз на уровне сообщества требуют смены видов-доминантов по градиенту условий. Именно это имел в виду Р. Маргалев, когда писал: „Система, крайне неустойчивая в видовом составе, может быть стабильна в отношении потока энергии" (взято из McNaughton, 1977).

Обратимся к эмпирическим данным. Р. Бейерс (R. J. Beyers, взято из Одум, 1975, с. 144) сравнивал зависимость интенсивности дыхания от температуры у лабораторной микроэкосистемы и у одного из видов (дафнии), входящих в состав этого сообщества. Оказалось, что в диапазоне 15-32°C дыхание сообщества практически не зависит от температуры, а темпы метаболизма дафний в этом промежутке температур изменяются в несколько раз. Видимо, в микроэкосистеме при сдвигах термики имеет место частичное замещение одних видов сообщества другими. Естественно, что такая возможность у изолированного вида отсутствует.

Гидробиологам хорошо известен факт сезонной сукцессии бактериального, водорослевого и животного планктона, наблюдаемой в водоемах умеренной зоны. Эксперименты показали, что одной из причин, вызывающих смену доминантных видов, могут быть колебания температуры воды. Так, весной доминируют холодолюбивые виды водорослей, в основном диатомовые, в начале лета — зеленые, а при особенно сильном прогреве воды — сине-зеленые. При этом объем первичной продукции и биомасса фитопланктона варьируют в течение года, конечно, значительно меньше, чем это имело бы место при наличии всего одной из этих трех групп. На самом же деле реальная картина является еще более сложной уже хотя бы потому, что в пределах каждой группы водорослей отдельные виды тоже различаются по своей приуроченности к температуре. Кроме того, в течение года меняются не только температура воды в водоеме, но и интенсивность света, рН, прозрачность воды, концентрация в воде O₂ и других биогенов, а также состав и количество пищевых ресурсов, конкурентов, врагов. Как показал У. Соммер (Sommer, 1984), при постоянной концентрации P и Si в проточных культурах устойчиво сосуществовать могут только один-два вида водорослей из большого числа видов в инокуляте — пробе естественного фитопланктона

озера. Это число можно увеличить до пяти-восьми видов, если приток Р сделать не постоянным, а прерывистым, с недельными интервалами. Заслуживают внимания и наблюдения Т. Ханазато и соавт. (Hanazato et al., 1984). Они показали, что сезонная сукцессия двух видов босмин в озерах определяется главным образом колебаниями биомассы *Microcystis aeruginosa*, служащей источником пищи. Эти и аналогичные им данные, думается, помогут, наконец, решить „планктонный парадокс“, состоящий в устойчивом сосуществовании разных планктонных видов при кажущемся почти полном совпадении их пищевых ниш.

Крайне интересный эксперимент на морском аквариуме провел Б. Коупленд (В. J. Copeland, взято из Richardson, 1977, с. 276) . Перед началом эксперимента аквариум находился в устойчивом состоянии ($A = D$, $dB = 0$). Коупленд резко снизил интенсивность освещения — в 6 с лишним раз. В результате за несколько суток сильно упала как ассимиляция (А), так и дыхание (R), Доминировавшие до начала опыта травянистые растения начали отмирать, постепенно уступая место сине-зеленым водорослям. На 85-е сутки эксперимента как А, так и R почти восстановились до исходного уровня. Экосистема возвратилась к состоянию, близкому к исходному по энергетическим показателям, хотя состав доминантных видов претерпел значительные изменения, главным из которых было замещение светлюбивых травянистых растений теневыносливыми водорослями, отличающимися куда большей эффективностью использования находящегося в дефиците света.

Не менее интересными могут быть компенсаторные реакции на изменение биотического окружения. В качестве примера можно привести описание эксперимента по вселению в пруд хищника — радужной форели (Benndorf et al., 1984). Наличие хищника привело к резкому сокращению численности рыб-планктофагов и 4-кратному возрастанию численности мирного зоопланктона, а также беспозвоночных хищников — личинок *Chaoborus flavicans*. Усиление пресса на зоопланктон со стороны *Chaoborus* полностью не компенсировало соответствующего ослабления со стороны рыб-планктофагов, но, как считают авторы, повлияло на размерную структуру зоопланктона: средний размер их тела возрос в 2—3 раза вследствие элиминации мелких видов. Изменился и видовой состав фитопланктона. Важные данные в поддержку идеи о положительной связи между структурной сложностью и функциональной устойчивостью были получены в серии натуральных экспериментов, выполненных Макнотом и соавт. (см. McNaughton, 1977). Оказалось, что воздействие удобрениями на старый, богатый видами луг почти не отражается на его чистой продукции, в то время как более молодой (и бедный видами) луг после аналогичного воздействия повысил свою наземную продукцию на 40, а подземную — на 56%. По влиянию на видовое многообразие наблюдалась прямо противоположная картина: колебания численности особей в пределах видовых популяций были больше в старом сообществе, хотя число видов за время эксперимента не изменилось. Эти сдвиги в структуре более богатого ценоза, видимо, сыграли компенсаторную роль и послужили тем самым стабилизации энергетического потока. В другом эксперименте сравнивалась устойчивость биоценозов к давлению со стороны травоядных. Для этих целей были использованы два различающихся по богатству видов пастбища в национальном парке Серенгети (Танзания), а в качестве возмущающего агента — стада африканского буйвола. Контролем служили недоступные для буйволов огороженные участки. В ходе эксперимента буйволы снизили разнообразие более богатого видами пастбища в большей степени, чем разнообразие бедного видами сообщества. Однако, хотя количество растительной биомассы, потребленной животными на этих двух пастбищах, значительно не различалось, более разнообразный фитоценоз понес куда меньшие потери в суммарной биомассе (11,3% против 69,3% для менее разнообразного сообщества) благодаря тому, что рост несъедобных трав компенсировал потери в биомассе съедобных. Возможности подобной компенсации у более бедного видами ценоза были ограничены. Теоретический анализ этих данных, проведенный Кингом и Пиммом (King, Pimm, 1983), вроде бы должен говорить в пользу истинности доктрины о положительной связи разнообразия и стабильности.

Было бы легкомысленным закончить обзор этой проблемы на такой довольно оптимистической ноте. Проблема видового многообразия слишком сложна, чтобы ее можно было решить вот так, одним махом. Во-первых, следует иметь в виду, что разнообразие видов может отражать не только непостоянство условий обитания; оно может быть значительным и при сравнительно постоянных физических параметрах, если те не являются экстремальными. Однако в этом случае почти вся специализация видов окажется, скорее всего, биотического плана при почти полном отсутствии функциональных аналогов, т. е. видов, выполняющих ту же функцию по отношению к ценозу, но отличающихся по температурному и другого рода абиотическим оптимумам. Игнорирование двойственности в специализации видов может привести к неверным выводам или, по крайней мере, послужить поводом для возникновения противоречий. Во-вторых, не исключено, что сложные сообщества более способны к гомеостазу, т. е. к ответам на привычные и незначительные сдвиги внешних условий, но не к адаптации к резким и необычным по силе или по своей природе воздействиям. Эту возможность следует иметь в виду во избежание недоразумений логического и практического плана.

5.3. Краткий литературный обзор попыток построения общей теории адаптации

Оставим вопрос о генетической адаптации, или эволюции, в стороне и перейдем к обзору работ, целью которых было построение или хотя бы обсуждение возможности построения общебиологической теории адаптации.

Статьи Г. Л. Шкорбатова (1971, 1982) можно истолковать как обращенный ко всем биологам призыв к построению такой теории. Правда, автор под общей теорией адаптации понимает еще более объемистую доктрину по сравнению с той, о которой идет речь в настоящей монографии. Так, он пишет, что „построение общей теории адаптации потребует установления общих закономерностей адаптивных процессов на всех уровнях биологической организации и установления закономерных связей с аналогичными процессами в неживой природе и человеческом обществе" (1982). Адаптация — это „совокупность реакций живой системы, поддерживающих ее функциональную устойчивость при изменении условий окружающей среды" (1971). Здесь под функциональной устойчивостью понимается поддержание переменных системы в пределах, обеспечивающих присущий ей характер функционирования. В качестве меры приспособленности автор предлагает использовать затраты энергии на приспособление — чем они меньше, тем выше приспособленность. Он выделяет следующие механизмы адаптации: организменные (изменение поведения, структуры или функции в пределах унаследованной нормы реакции), популяционно-видовые (перестройки генотипов и генофондов, идущие под контролем естественного отбора) и собственно биоценотические способы приспособления (явления типа экологических сукцессий). Все эти механизмы в реальной ситуации работают сообща, дополняя друг друга, внося каждый свой вклад в «запас прочности» биосистем.

В своей монографии В. Н. Новосельцев (1978) не преследует задачи построения общей теории адаптации. Его внимание сосредоточено главным образом на физиологических реакциях. Однако, проделав анализ содержащегося в литературе фактического материала и эмпирических обобщений, автор формулирует также несколько положений более общего характера. В частности, он приходит к выводу, что явления гомеостаза и адаптации неотделимы от присутствующих в биологических системах механизмов управления. Наиболее важной и общей функцией управляющих систем организма следует считать поддержание стационарного, термодинамически неравновесного состояния и сохранение постоянства функциональных характеристик. Равенство темпов притока и оттока веществ (условие стационарности) представляет собой необходимое условие постоянства внутренней среды (гомеостаза), в то время как наличие гомеостаза достаточно для сохранения стационарности режима. Со гласно автору, поддержание стационарного состояния является для биосистем целью первого порядка, гомеостаз — целью второго порядка, оптимизация функций — целью третьего порядка, т. е. достигаемой в последнюю очередь. Эти идеи во

многом сродни взглядам Калабухова (1946), который предположил, что адаптация сводится к восстановлению потерянного равенства темпов притока энергии в систему и оттока из нее. В явлениях гомеостатирования (по Новосельцеву) участвуют: дифференциальная активность генов, механизмы гуморальной и нервной регуляции, дифференциальное размножение видов и изменение видового состава. Причем соотношение между этими способами приспособления таково, что механизмы более низких структурных уровней входят в качестве составных частей механизмов более высоких уровней. Например, физиологические способы управления и гомеостаза выступают как подсистемные по отношению к биоценотическим. И еще: при постепенном ухудшении среды происходит поочередное включение механизмов разных уровней, начиная, по-видимому, с подсистемных. Наименее чувствительными, таким образом, являются биоценотические механизмы. Эти положения, как нам кажется, представляют большую ценность в аспекте будущей общебиологической теории адаптации, и к ним мы еще вернемся.

Пожалуй, наибольшая по усилиям работа была проделана М. Конрадом, о чем можно судить хотя бы по числу публикаций (в частности, Conrad, 1972a, 1972b, 1976, 1983). Его подход — статистический, а точнее — информационно-кибернетический.

Как пишет Конрад, способность организмов к предсказанию проявляется, в частности, в разного рода биоритмах, а также в способности реагировать на сигналы, т. е. слабые возмущения, являющиеся предвестниками более значимых изменений в среде. Что касается индифферентности, то она может быть увеличена механической изоляцией от среды или деспециализацией в отношении биотического или физического окружения.

Разнообразие поведения сообщества складывается из репертуаров, свойственных всем уровням структурной иерархии, входящим в состав ценоза. Конрад выделяет следующие механизмы приспособления:

Уровень	Способы адаптации
Сообщество	Пластичность видового состава. Взаимозамещение трофических цепей
Популяция	Изменение численности особей. Пространственное их перераспределение
Организм	Пластичность онтогенеза
Фенотип	Морфологическая, физиологическая и поведенческая пластичность
Генотип	Генетическая изменчивость

Фактически Конрад приходит к выводу, аналогичному тому, к которому в свое время пришел У. Р. Эшби: „только разнообразие может уничтожить разнообразие". И помещенное выше равенство представляет собой просто более строгую формулировку этой идеи.

Согласно положениям, защищаемым Конрадом, совершенствование по ходу эволюции одного из компонентов адаптивности, скажем, индифферентности, должно вести при неизменной неопределенности среды к редукции других характеристик. Этот вывод следует непосредственно из приведенного выше равенства. Это касается и соотношений между механизмами, свойственными разным уровням иерархии. Допустим, если каким-либо организмам свойственна низкая способность к пространственному перемещению и неспособность к быстрому изменению численности особей, следует ожидать, что они будут проявлять повышенную приспособляемость посредством морфологических или физиологических механизмов. Иными словами, общая адаптивность у разных видов,

обитающих в той же среде, примерно одинакова, хотя вклад тех или иных способов приспособления может быть самым разным. К примеру, высшие животные имеют слабовыраженную способность к генетической адаптации и малоэффективные популяционные механизмы, но зато у них очень развиты поведенческие и иммунные реакции. И наоборот, микроорганизмы приспосабливаются в основном благодаря генетическим, биохимическим и популяционным механизмам. Данное обобщение автор назвал общебиологическим принципом компенсации способов приспособления. Этим можно было бы закончить обзор работ Конрада, остается лишь отметить, что в них содержатся и другие весьма ценные для общей теории адаптации идеи и концепции, которые, к сожалению, нет возможности здесь проанализировать.

В заключении этого раздела хочется подчеркнуть следующую весьма симптоматическую деталь. Среди имеющейся литературы очень мало работ, посвященных задаче построения общей теории адаптации в том ее понимании, которое отстаивают Г. Л. Шкорбатов и М. Конрад и к которому присоединяемся с некоторыми оговорками и мы. Данное обстоятельство в значительной степени облегчает наши функции по составлению литературного обзора, но, с другой стороны, наводит на весьма грустные размышления о судьбе исследователей-одиночек, идеи которых, хотя и не всегда доведенные до совершенства, все же заслуживают, на наш взгляд, большего внимания научной общественности и поддержки со стороны коллег хотя бы потому, что нет ничего более трудного в науке, чем синтез массы разрозненных, порой противоречащих друг другу данных с превращением их в цельные, изящные теории. Не может не вызвать удивления тот факт, что работы этих двух авторов почти не цитируются нашими и зарубежными биологами. И это при бесспорной актуальности данного направления исследований!

5.4. Приспособленность. Адаптация как процесс подгонки оптимумов

Несмотря на широчайшее применение понятия адаптации и родственных ему терминов, до сих пор в биологии отсутствуют общепринятые критерии для измерения степени приспособления, или приспособленности (fitness). Как уже отмечалось, адаптацию, акклиматизацию и акклимацию часто связывают со способностью организмов к выживанию и размножению в новых для них условиях. Погибшие или неразмножающиеся организмы, естественно, нельзя считать приспособившимися, прошедшими акклиматизацию или акклимацию. Однако сам факт выживания и репродукции — это качественный, а не количественный показатель поэтому он пригоден лишь для весьма грубой оценки состояния организмов.

Эволюционисты для оценки приспособленности используют удельные темпы репродукции r , называемые еще мальтузианским параметром (см. с. 72). Согласно их точке зрения, относительная приспособленность генотипа — это отношение r , характерного для данного генотипа, к r , характерному для наиболее интенсивно размножающегося генотипа. Спрашивается, можно ли использовать этот показатель не только для слежения за ходом генетической адаптации, но и за разного рода процессами негенетического приспособления? Количественная природа этого критерия не вызывает сомнений, однако существует несколько весьма веских причин, в совокупности сильно ограничивающих экспансию его в другие сферы биологии. Во-первых, мальтузианский параметр непригоден в качестве универсального показателя, с его помощью можно измерить приспособленность лишь популяции или группы особей, связанных родством, но он совершенно не подходит для биоценоза или изолированной особи. Кроме того, в применении его имеются трудно преодолимые препятствия чисто практического плана, ибо понятно, что для определения его требуются наблюдения по крайней мере над несколькими генерациями. Это трудно осуществимо в работе с организмами, время генерации которых исчисляется годами. Экологу и специалисту по акклиматизации и акклимации необходимы критерии, при помощи которых он мог бы следить за степенью приспособления постоянно — каждый год, каждый месяц и, желательно, каждые сутки, не дожидаясь момента размножения. Ведь, как мы в этом уже

убедились, некоторые типы адаптации осуществляются очень быстро, и отсутствие подходящих критериев лишает нас возможности оценить успешность происходящих при этом перестроек.

Области биологии, изучающие процессы негенетического приспособления, пока не располагают своими, научно обоснованными критериями приспособленности. Более того, некоторые специалисты вообще отрицают наличие какой-либо связи между физиологическими или другого рода негенетическими реакциями адаптивного типа и приспособленностью организмов и надорганизменных структур. Это понятие с трудом находит применение в экологии и теории акклиматизации. Хотя существует полное согласие насчет того, что кроме генетических механизмов адаптации существуют и негенетические, которые, если следовать логике вещей, тоже должны внести свой вклад в повышение и поддержание приспособленности организмов перед лицом изменяющейся среды, теоретическая мысль как будто застопорилась и не пошла дальше идеи гомеостаза, которая хоть и не бесплодна, не может дать многое в отрыве от общих представлений о сущности адаптационных явлений вообще. Скажем, такие специалисты в области акклимации, как Фрай (F. Fry) и Адольф (E. F. Adolf) считают, что процесс акклимации не имеет никакого отношения к приспособленности организма. Согласно их точке зрения, акклимация предполагает стабилизацию функций после изменения окружающей среды.

Противоположной точки зрения придерживаются Прехт, Проссер, Кинне (H. Precht, C. L. Prosser, O. Kinne, см. Лоуренс, 1981). В этой связи Проссер отмечает, что мышление специалистов по молекулярной биологии и биологов, изучающих весь организм, разделяет пропасть. Дело в том, что хотя суборганизменные ответные реакции на изменения в среде можно изучать без соотнесения с состоянием всего организма (обычно так и поступают), истинное значение этих реакций можно познать лишь в целостном контексте. С этой точкой зрения мы полностью согласны. Приспособленность популяции и составляющих ее особей может быть повышена не только благодаря дифференциальной репродукции новопоявившихся мутантов и рекомбинантов, но и в результате внутриорганизменных перестроек в пределах индивидуальной нормы реакции. И вообще, адаптация представляет собой единый процесс, в который оказываются вовлеченными механизмы всех структурных уровней, начиная с молекулярного и кончая биоценотическим, хотя каждый из них при этом играет несколько иную роль.

Попробуем составить цельное и более общее, нежели общепринятое, представление об адаптации и приспособленности — такое, которое подошло бы в какой-то мере для обоих типов приспособления — генетического (эволюционного) и негенетического.

Можно исходить из того, что выживание и репродукция представляют собой „цель" первого порядка. После того, как она достигнута, организмы начинают преследовать другую „цель" — оптимизацию своих характеристик, в ходе которой приспособленность имеет тенденцию увеличиваться до своего максимального значения в точке оптимума. Для более ясного представления этой мысли построим следующую концептуальную модель. Пусть в нашем распоряжении имеются организмы, длительное время пребывавшие в стабильной среде. Будем считать, что они прекрасно приспособились к этой среде, т. е. что эти условия являются для них оптимальными, а приспособленность близка к максимально возможной. А теперь резко изменим условия среды, но так, чтобы наши организмы не погибли и не перестали размножаться. Интуиция подсказывает, что при этом произойдут потеря оптимума и снижение приспособленности. Если эти новые условия будут сохраняться достаточно длительное время, организмы, по всей вероятности, приспособятся и к ним, т. е. повысится их приспособленность, а условия опять станут близки к оптимальным. Графически эти события можно представить в следующем виде (рис. 11). Об адаптации (акклиматизации, акклимации) можно говорить лишь в том случае, если наблюдается хотя бы частичное восстановление потерянной приспособленности. Завершением процесса адаптации негенетического типа следует считать момент, когда сравнительно быстрое повышение приспособленности, движимое организменными или другими механизмами, сменяется на

куда более медленный процесс эволюционной адаптации. Существенной чертой данной схемы следует считать то обстоятельство, что в процессе приспособления должна сдвигаться в соответствующем направлении точка оптимума на кривой зависимости приспособленности от условий среды — точка О (см. рис. 11). При таком подходе адаптация видится как процесс, направленный не только на сохранение жизнеспособности и репродукции, но и на подгонку оптимумов под изменившиеся условия среды. Так, если следовать рисунку, до изменения среды приспособленность была максимальной, сразу после перемены условий существования она снизилась, а в конце наблюдений частично восстановилась. Данная схема предполагает, что в случае сдвига условий среды в противоположном направлении (влево), туда же должна сдвинуться и точка оптимума.

Итак, впредь будем считать, что быть приспособленным для биосистем означает быть живым, способным к репродукции и находиться в оптимальном или близком ему режиме. Такое представление о процессе адаптации, как нам кажется, может быть весьма ценным для эколога, ибо оно обещает вооружить его количественной мерой степени приспособления, пригодной для чуть ли не ежедневной оценки „самочувствия" особей, популяций и биоценозов, очутившихся в непривычных условиях среды или претерпевающих естественное развитие. Однако для этого необходимо дать ясный ответ на вопрос: чем измерять приспособленность организмов, популяций и сообществ или, что то же самое, какие параметры биосистем подвергаются оптимизации?

Изменение условий среды в ту или иную сторону отражается на многих характеристиках организма: субклеточном метаболизме, поведении, физиологии и морфологии. Конечно, нет никаких логических запретов на измерение всего, что только доступно измерению, однако желательно, чтобы кроме более частных реакций на сдвиги в среде у нас имелись бы данные о неких параметрах, характеризующих организм как нечто целое. Ведь ясно, что не каждое изменение биохимии или физиологии следует рассматривать как адаптивное, и ответить на вопрос, будет или не будет оно таковым, можно, лишь оценив его вклад в выживание и репродукцию организма, в поддержание его приспособленности. Рассмотрение субклеточных и суборганизменных реакций на сдвиги во внешней среде без соотнесения их с состоянием организма как целого мало что дает.

Однако, если уж мы задались целью создать общую теорию адаптации, необходима такая мера приспособленности (а, может быть, и не одна), которая была бы пригодна для оценки „самочувствия" не только отдельной особи, но также популяции и биоценоза. Используемый в эволюционной биологии мальтузианский параметр с трудом находит применение в других областях главным образом потому, что с его помощью можно оценить успешность только медленно осуществляющихся адаптивных перестроек, в основном генетических. Кроме того, это весьма специфичный показатель, ибо он измеряет «самочувствие» популяций или отдельных линий, но не особи или ценоза.

Видимо, невозможно подобрать такой критерий приспособленности, который в одинаковой мере удовлетворил бы всех биологов. И все-таки среди всего многообразия претендующих на эту роль показателей наиболее предпочтительно, на наш взгляд, выглядят биоэнергетические. Тем более, что с точки зрения энергетики или термодинамики почти полностью стираются специфические для разных структурных уровней способы действия. Скажем, уже обсуждавшаяся нами схема энергетических потоков (см. с. 129) в одинаковой мере применима по отношению как к особи, так и к популяции и биоценозу.

В четвертой главе мы сформулировали ослабленную версию жизни как функциональной иерархии, состоящую, в частности, в том, что части всех биосистем оказываются взаимозависимыми, ибо ни один компонент не может осуществить всю совокупность взаимопревращений вещества и энергии, проделываемых сообществом. Это означает, что стабилизация и увеличение суммарной биомассы сообщества требует координированных усилий всех его членов. Поэтому, если мы приписываем стремление к максимизации биомассы ценозу — а именно это мы и сделали (см. с. 128), то эту же стратегию должны признать и за нижележащими уровнями. При этом ясно, что при постоянном входящем потоке

энергии увеличение биомассы любой структуры может произойти лишь путем снижения трат на поддержание и (или) за счет повышения эффективности ассимиляции.

Кроме того, нами было подчеркнуто, что совпадение „целей" разных структурных уровней не является полным, ибо чрезмерное увеличение биомассы любого компонента — а это стремление как раз и заложено в них — как правило, несовместимо со стабильностью и «целями» всей системы. В результате селфинг компонента должен быть ограничен координацией «сверху»

Итак, материалы четвертой главы говорят о том, что наиболее предпочтительным (оптимальным) состоянием для всех типов биосистем является стационарное состояние, для которого характерны максимальные при данных условиях значения эффективности функционирования и максимальные биомассы. Эти положения примем за отправную точку при поиске общебиологических критериев приспособленности, пригодных для измерения степени приспособления вне зависимости от того, при помощи каких конкретных механизмов — генетических или негенетических — это приспособление осуществляется. Возвратимся к рис. 11. С учетом только что отмеченного выскажем следующее предположение: приспособленность особей, популяций и ценозов можно измерять путем соотнесения наличной эффективности их функционирования с той, которая характерна для оптимальных условий существования. Таким образом, предполагается, что резкое изменение внешних условий должно сопровождаться столь же резким падением эффективности работы системы, а приспособление к новым условиям связано с частичным или полным восстановлением потерянной эффективности. Быть оптимальным означает быть наиболее эффективным — эта мысль сформулирована нами раньше, она отражена и в постулате 5 нашей теории функционирования биосистем (разд. 4.2) .

Конкретизируем сказанное. Эффективность функционирования связана положительно с валовой эффективностью продукции $E = P/C$ и отрицательно — с величинами F и R/V . Для оценки эффективности репродукции популяции был предложен также показатель r/b (см. с. 133), который можно считать аналогом соотношения P/A , в случае стационарного состояния для этих целей больше подходит b или d (ибо при этом $b = d$), т.е. удельные темпы рождаемости или смертности. Они аналогичны соотношениям A/V и R/V соответственно. По-видимому, каждый из этих критериев приспособленности может быть использован применительно к обоим типам приспособления — генетическому и негенетическому. Поскольку мерой приспособленности в эволюционной биологии принято считать мальтузианский параметр r , можно думать, что, согласно общепринятой точке зрения, естественный отбор должен „работать" на увеличение скорости роста популяции. Однако при более внимательном рассмотрении оказывается, что это не совсем так. Генетики обычно пользуются не абсолютной, а относительной приспособленностью, т.е. не самими по себе r , а их значениями относительно наиболее интенсивно размножающегося генотипа. Иными словами, они оперируют частотами, а не абсолютными величинами, их мало интересует, увеличивается, остается постоянной или падает численность особей в популяции. Генотипом, приспособленность которого максимальна и равна единице, при таком подходе может оказаться даже тот, абсолютная численность носителей которого убывает из поколения в поколение; при этом достаточно, чтобы численность других морф падала в еще большей степени. Эта точка зрения исходит из постановки задачи, которая состоит в предсказании того, какой из генотипов будет увеличиваться в частоте, а какой — вытесняться. Естественно, что при таком подходе открытым остается вопрос, в каком направлении действует отбор — увеличения темпов воспроизводства или его эффективности, роста стационарной биомассы или др. К этому вопросу мы вернемся позже, при обсуждении эволюционных проблем. Точка зрения на адаптацию как на процесс подгонки оптимумов под изменившиеся условия среды не является в принципе новой. Применительно к генетической адаптации, или эволюции, эта мысль впервые была высказана, по-видимому, еще Р. Фишером (Fisher, 1930). Позже сходным образом представляли себе эволюцию и другие исследователи, в частности Р. Розен (1969) и ряд его последователей, отстаивающие принципы оптимальности. Правда,

относительно тех биологических параметров, которые при эволюции должны подвергаться экстремизации, эти авторы высказывались очень осторожно, здесь нет единогласия. Что касается негенетической адаптации, то некоторые авторы также связывали ее с процессами оптимизации. К примеру, известный эколог-модельер К. Федра (Fedra, 1979) считает, что „адаптация — это подгонка структуры и функций биосистем к изменяющимся условиям среды с целью снизить или стабилизировать траты на поддержание структуры... "; таким образом, «адаптацию в биосистемах можно рассматривать как проблему оптимизации».

Напомним те эмпирические факты, которые могли бы послужить подкреплением нашей точки зрения на сущность адаптации.

Ранее (см. разд. 5.2) уже было дано несколько конкретных примеров подгонки характеристик метаболизма под изменившиеся условия среды. Это относится к фактам эволюционной и физиологической адаптации к термальному режиму у рыб и некоторых беспозвоночных. К сожалению, в этих исследованиях недостает данных о всем балансе энергии, в них измерялась главным образом лишь скорость дыхания, поэтому трудно судить о положении оптимальных точек в нашем понимании этого термина. Более информативными в этом отношении следует считать данные, полученные на растениях. Это эволюционные, физиологические и морфологические перестройки, наблюдаемые в ответ на затенение, когда имеет место понижение точек компенсации и светового насыщения, а также смещение в соответствующем направлении зоны оптимума для нетто-фотосинтеза. В этом же разделе были приведены факты подгонки температурных оптимумов фотосинтеза под сезонные колебания температуры среды. Ценными в этом отношении являются данные Ч. Кинга о смещении температурного оптимума для популяции коловраток, наблюдаемого вслед за сезонными изменениями термики озера. Критерием адаптации тут служил мальтузианский параметр. Механизмы «генетической обратной связи», согласно Д.Пиментелу, ведут к такой коадаптации растения и фитофага, хозяина и паразита, жертвы и хищника, в результате которой устанавливаются наиболее предпочтительные в энергетическом плане отношения между членами взаимодействующей пары. Повышение плодовитости дафний в условиях умеренного дефицита пищи, вызванное комплиментацией морф в гетерогенных группах, видимо, можно рассматривать как косвенное свидетельство в пользу представления о положительной роли генетического полиморфизма в повышении эффективности продукции. Аналогичным образом часто истолковываются и данные экологов о связи видового многообразия и функциональной стабильности сообществ: каждый вид имеет свой оптимум относительно того или иного фактора среды, поэтому смена видов-доминантов по градиенту условий сопровождается перемещением оптимумов для трофического уровня и биоценоза в целом в соответствующем направлении. В результате такой компенсации эффективность использования энергетических ресурсов, как и суммарная биомасса, сохраняются на достаточно высоком уровне.

Что касается перемещения пессимальных точек, т. е. границ внешнего параметра, в пределах которых возможна жизнедеятельность организмов, то литературы по этому вопросу, пожалуй, больше, нежели о перемещении оптимумов. В разд. 5.2 шла речь о сдвигах в теплоустойчивости и холодоустойчивости растений в масштабах экологического и эволюционного времени. Там же были даны примеры успешной акклимации некоторых животных в условиях экстремальных температур. Особенно показательны в этом отношении не упоминавшиеся еще так называемые многоугольники устойчивости к внешним агентам, полученные с использованием целого ряда животных (Проссер, Браун, 1967; Шмидт-Ниельсен, 1982). Они свидетельствуют о способности животных перемещать в соответствующем направлении верхнюю и нижнюю пессимальные точки в ответ на изменение условий акклимации. Спрашивается, имеет ли все это отношение к предполагаемой подгонке оптимумов? Видимо, да. Весь опыт работ с негенетической и генетической адаптацией показывает, что в ходе приспособления, как правило, сдвигается вся кривая зависимости метаболизма от условий среды, и приобретение устойчивости к высоким

значениям внешнего параметра сопровождается обычно потерей организмами устойчивости к более низким значениям. Трудно представить себе, чтобы при этом остались на месте и точки оптимума.

Из всех работ по изучению поведения оптимумов в ответ на средовые воздействия хотелось особенно выделить наблюдения Д. Тайсона и соавт. (Tison et al., 1980). Они настолько показательны, что следует описать их именно в этом разделе, хотя по содержанию они аналогичны некоторым уже обсуждавшимся работам. Эти авторы периодически в течение года брали пробы суммарного бактериобентоса озера и сразу же проверяли его на интенсивность метаболизма (скорость расщепления глюкозы) при разных температурах с целью экспериментального определения оптимума. За оптимум принимались максимальные темпы ассимиляции. Оказалось, что оптимальные температуры на всем протяжении года являются более высокими, чем температура воды озера в момент взятия пробы (рис. 12). Однако во всем временном интервале температурные оптимумы следуют за реальными температурами, снижение (или повышение) последних приводит к падению (или подъему) первых. Отставание оптимумов от наличных условий среды в данном случае составило где-то около 1—1,5 мес. За это время в бактериоценозе, видимо, имели место какие-то перестройки, скорее всего связанные со сменой штаммов и целых систематических групп, благодаря которой и осуществляется подгонка оптимумов. Эта подгонка, однако, не может быть каждый раз доведена до конца из-за постоянно меняющегося термального режима. Сходные результаты были получены Т. ВОТТОМ (T. Vott, см. Tison et al., 1980) на речном бактериоценозе и В. Н. Романенко (1982) на бактериопланктоне Рыбинского водохранилища. И все-таки, несмотря на кажущееся обилие экспериментальных данных, в литературе, насколько нам известно, описано всего лишь несколько экспериментов, поставленных с целью проверки того, действительно ли ухудшение среды сопровождается спадом эффективности роста и размножения или увеличением соотношения R/B, которые затем в ходе приспособления проявляют тенденцию возвращаться к исходным численным значениям. Пожалуй, наиболее близко к решению данной задачи подошли представители Минской школы экологов-биоэнергетиков, возглавляемой Г. Г. Винбергом, Л. М. Суценой и Н. Н. Хмелевой. Так, в работе Рощина (1980) с использованием *Asellus aquaticus* и *Gammarus lacustris* показано, что уход температуры в сторону от наиболее оптимальной связан с увеличением трат на обмен {R} и соответствующим уменьшением эффективности роста (Eр и E). К сожалению, в этой работе не ставилась задача акклиматизировать животных к разным температурам. В другой работе из этой серии (Байчоров, 1979) определялись траты на обмен и генеративный прирост у мизид *Paramecium lacustris* из Каунасского (Литовская ССР) и Кайраккумского (Таджикская ССР) водохранилищ, куда они были интродуцированы в 1960 и 1963 годах соответственно. Показано, что у каунасской популяции траты на обмен выше, а генеративный прирост ниже по сравнению с представителями более южной области. Сходные закономерности обнаружены и при измерениях эффективности соматического роста этого вида животных в разных географических районах в пределах обширной зоны акклиматизации (Нагорская, 1982). Можно ли говорить, что южные популяции к этому моменту лучше приспособлены к своей среде, нежели северные? Однозначный ответ на этот вопрос был бы по меньшей мере преждевременным хотя бы потому, что отсутствуют годовые, начиная с момента искусственного вселения, данные о биоэнергетике; кроме того, неизвестно, каковы значения этих параметров у популяций, обитающих в своих исконных широтах.

Из зарубежной литературы своей продуманностью выделяется статья Уиддоуса и Бейна (Widdows, Baupе, 1971). Авторы провели измерение всех составных частей (C, P, R, F) энергетического бюджета у мидии *Mytilus edulis* в условиях эксперимента. В разное время года они отлавливали моллюсков в их естественной среде обитания, фиксируя при этом температуру воды в водоеме в момент взятия материала, после чего разделяли моллюсков на три порции: одних особей помещали в идентичную наличной температуру (контроль), а на другие воздействовали в течение 28 суток повышенной или пониженной на 5°C по

сравнению с контролем температурой. Как и следовало ожидать, резкое повышение температуры среды вызвало столь же резкое увеличение скорости дыхания, в то время как охлажденная вода снижала темпы потребления кислорода ($Q_{10} = 3,3—3,7$). Однако после 2—3-недельной акклимации скорость дыхания у особей в обоих экспериментальных вариантах становилась близкой к контрольной. Наряду с этим, как показали проведенные нами расчеты, первоначально упавшая валовая эффективность роста моллюсков медленно восстанавливалась по ходу акклимации до исходного уровня или даже превышала его в конце опыта.

Таким образом, материалы только что упомянутых авторов могут служить веским аргументом в пользу нашей точки зрения на критерии, пригодные для оценки степени адаптации и акклимации, хотя этот вопрос представляется нам настолько важным, что для окончательного его решения необходимы дополнительные наблюдения и эксперименты над другими животными, а также растениями и микробами.

5.5. Адаптивные переходы. Приспособляемость

В главе 4 мы пришли к выводу, что поведение живых систем в ходе самоорганизации управляется таким образом, что вся система стремится к максимальной биомассе благодаря более эффективному функционированию, т. е. управление работает на оптимизацию биологических характеристик. Там же была изложена ослабленная версия жизни как функциональной иерархии, учитывающая пороговость механизмов координации и селфинг компонентов биосистем. Речь шла только о взаимодействии живых структур — популяций, особей, органов, тканей, клеток и макромолекул между собой. Предполагалось, что имеется определенный набор структур, и задача координации на катодом из структурных уровней состоит в подборе наиболее подходящих друг другу функций. С учетом этого можно заключить, что в главе 4 была затронута проблема коадаптации, взаимоприспособления живых частей друг к другу, иными словами — такой их подгонки, которая ведет к наиболее экономному режиму функционирования, благодаря которому происходит максимизация биомассы.

Безусловно, нельзя представить себе самоорганизацию или коадаптацию вне времени, хотя в главе 4 переменная времени фигурировала лишь в неявном виде. Так, мы полагали, что при помощи координационных ограничений отбираются структуры и функции, наиболее подходящие к данному моменту времени. Подразумевалось, что после завершения акта координации устанавливается некое устойчивое, дальше не меняющееся состояние. Однако реальное положение вещей намного сложнее. Нам известно, насколько изменчивым во времени может быть физическое окружение, да и к тому же идет непрерывный мутационный процесс, значит — меняется сам набор структур, которые подлежат коадаптации. Исходя из этого картина, изображенная на рис. 6 и 7 — ее мы назвали временным сечением биоценоза, — может служить в лучшем случае отправной точкой в исследованиях адаптивных реакций, ибо она фиксирует лишь статику, а не динамику изучаемого явления. Сейчас нам предстоит ввести в модель влияние изменчивой физической среды.

Изменение физико-химических параметров, видимо, приводит к тому, что меняется направление вектора координации, идет переоценка всего набора функций. Проще говоря, происходит потеря оптимума и требуется новый акт подбора функций с учетом изменившихся условий. Вся логика изложения материала подсказывает и тот способ, при помощи которого осуществляется приспособление. В то время как одни структуры теряют оптимум в результате смены условий обитания, другие его приобретают. Активность потерявших оптимум структур подавляется, а приобретших его — наоборот, усиливается (определение понятия «активность» см. на с. 122). В результате во временном сечении биоценоза будут наблюдаться адаптивного рода переходы элементарных функций из надпороговых зон в допороговые (стрелки, направленные вниз), а также в обратном направлении (рис. 13). При этом происходит изменение главным образом качественного

состава соответствующих зон, в то время как объем этих зон остается сравнительно постоянным.

Как уже отмечалось, увеличение активности элементарных (ферментативных) функций в рамках биоценоза может быть достигнуто четырьмя основными способами: путем увеличения концентрации данного типа макромолекул в клетке (1), за счет митоза клеток — носителей данной функции (2), в ходе размножения особей с соответствующим признаком (3), а также при расо- и видообразовании (4). Естественно, что некоторые структуры могут подвергаться крайне сильной мультипликации (а соответствующие функции — активации), в то время как другие „застрянут” в одной из допороговых зон.

Усиление активности компонента системы, приобретшего оптимум, — это проявление свойственного ему селфинга. Тут координация со стороны системы не участвует. Однако после того, как соответствующий порог превышен, включаются ограничения „сверху”, со стороны целого; произойдет ли при этом дальнейшее усиление данной функции — зависит от того, будет она способствовать селфингу всей системы или нет.

Ослабление активности какой-либо функции обычно требует распада структур — ее носителей. По аналогии с усилением это может быть: 1) блокировка синтеза данного типа молекул в клетке и распад тех, которые синтезировались до этого; 2) разрушение клеточных носителей данной молекулярной функции; 3) снижение репродуктивного потенциала и гибель некоторых фенотипов; 4) частичная или полная элиминация видов из биоценоза. Данная точка зрения на адаптивные перестройки не исключает, конечно, наличия в реальной ситуации модуляционной стратегии (см. с. 151), когда идет активация предсуществующих молекул без изменения их концентрации. Однако этот способ адаптации, по-видимому, больше присущ внутриклеточным (биохимическим) механизмам, хотя и здесь он, вероятно, не единственный, в то время как на более высоких этажах структурной иерархии его роль куда более скромная.

Таким образом, наша модель предсказывает, что изменение физического окружения биоценоза приводит к координационной переоценке всего набора присутствующих в ценозе функций, коадаптация которых нарушается. В результате намечается больший или меньший спад эффективности продукции и суммарной биомассы сообщества, однако этого или не происходит вовсе, или происходит в меньших масштабах вследствие компенсационных перестроек, идущих на разных уровнях иерархии. При благоприятном исходе эти перестройки завершаются тем, что коадаптация восстанавливается, система опять приходит к стационарному состоянию, для которого характерно соответствие между фактическими и оптимальными условиями. Конечно, изменения в среде никогда не прекращаются, поэтому маловероятно, чтобы организмы сколь-нибудь значительное время пребывали в полном оптимуме. Тем не менее, как мы убедились на многочисленных примерах, указанная тенденция к подгонке оптимумов постоянно имеет место.

Обсуждая пороговость механизмов управления (см. с. 124), мы пришли к выводу, что к определенному моменту времени только часть (и, возможно, не столь значительная) всех структур, присутствующих в биоценозе, используется им для поддержания своих глобальных параметров. Остальные являются условно нейтральными по отношению к этим параметрам, ибо их активность недостаточно высока. Эти структуры мы рассматривали до сих пор как „лишние” и даже потенциально вредные для биоценоза и в результате пришли к картине временного сечения, изображенной на рис. 7. Все особенности этой картины сохраняются и на рис. 13, однако наличие адаптивных переходов, которые символизируются здесь при помощи стрелок, делает очевидным следующее: если рассматривать экологическое сообщество вместе со всеми нижележащими уровнями иерархии не в статике, а в движении, то окажется, что в поддержании глобальных параметров биоценоза так или иначе участвует намного большая доля структур, чем это предполагалось первоначально. Иными словами, по крайней мере часть „лишних” структур отнюдь не являются таковыми.

Не исключено, что в допороговых зонах присутствуют двоякого рода структуры: те, которые при любых внешних обстоятельствах полезны лишь компонентам биосистем, т. е. истинно

селфинговые структуры, которые никогда не покидают своей зоны, и те, активность которых меняется вместе с изменением внешних параметров: переступив порог, они способствуют подгонке оптимумов вышестоящего структурного уровня, а подвергнутые разрушению в результате потери собственного оптимума уходят из-под влияния управляющих механизмов вышестоящих уровней, переходя в одну из допороговых зон. Для структур последнего типа должна быть характерна одна особенность: они имеют большее или меньшее число функциональных аналогов. То есть такие структуры отличаются друг от друга по своим оптимумам относительно физического окружения, а что касается их связей с биотической средой, то они выполняют аналогичную функцию — в противном случае компенсация была бы немислимой.

Таким образом, по крайней мере часть структур, находящихся в допороговых зонах, представляет собой как бы память, информацию о прошлых событиях в физическом окружении, которая «извлекается» и усиливается каждый раз при повторении прежних внешних обстоятельств. В наиболее общем понимании адаптивность обеспечивается за счет количественных вариаций качественно разнородных элементов. В этой связи можно еще раз вспомнить знаменитую фразу У. Р. Эшби „только разнообразие может уничтожить разнообразие", которая в нашем контексте истолковывается следующим образом. Постоянство функциональных характеристик возможно только в системе, обладающей адекватным внешней неопределенности разнообразием своих элементов. Внешнее разнообразие как бы поглощается внутренним, в результате до минимума сокращается неопределенность наиболее существенных параметров биосистем. Как мы видели, в работах М. Конрада эта идея была конкретизирована при помощи аппарата теории информации. Из вышеизложенного более ясной становится та позиция, которая была занята нами по отношению к сущности процесса адаптации. Всякое приспособление требует синтеза одних и распада других структур — только таким путем могут быть осуществлены адаптивные переходы из одной зоны в другую. Отсюда следует, что адаптация связана с затратами энергии, часть которой безвозвратно теряется, превращаясь в тепло, рассеиваемое в окружающее пространство. Чтобы суммарная биомасса сообщества мало зависела от постоянно меняющихся во времени физических параметров, необходимо, как следует из нашей модели, чтобы распад одних структур был компенсирован усиленной мультипликацией других, т. е. адаптивные переходы требуют увеличения как темпов ассимиляции, так и дыхания при относительно постоянной суммарной биомассе. Наша модель предсказывает также, что даже в том случае, когда температура среды или другой физический показатель изменяется в сторону более подходящих для жизни величин (например, с приходом весны), увеличение биомассы сообщества и отдельных организмов не может происходить с максимальной, потенциально возможной скоростью, ибо всякое изменение среды вне зависимости от направления требует как синтеза, так и распада части компонентов биосистем.

Изменение физического окружения дифференциальным образом сказывается на состоянии разных структур: одни оптимум теряют, другие его приобретают. Физический параметр как бы производит подбор структур, приспособленных к разным числовым значениям данного параметра. Структуры, оптимумы которых более соответствуют новым условиям, получают возможность активизироваться и переступить порог чувствительности механизмов координации смежного более высокого уровня. Этому способствует селфинговая природа компонентов биосистем,

Однако, переступив порог, отобранные функции должны подвергнуться другого рода ограничениям, а именно—оценке на пригодность в качестве составной части смежного более высокого иерархического уровня. Это координационные ограничения, они направлены на коадаптацию, взаимоприспособление живых компонентов. Одной лишь резистентности по отношению к физическому параметру недостаточно для закрепления в надпороговой зоне. Отнюдь не каждая функция и не все ее количественные характеристики способны одинаково хорошо вписаться в систему взаимосвязанных частей. Следовательно, в процессе

приспособления к физической среде, будь то естественное или антропогенное воздействие, на каждом из структурных уровней непременно возникают два «центра притяжения»: сам внешний агент, требующий возникновения резистентности к нему, и глобальные характеристики биосистемы, толкающие отобранные внешними агентами компоненты к коадаптации. Точка, где сходятся траектории поведения системы, отличается тем, что в ней части будут не только резистентны, но и коадаптированы между собой.

Итак, в ходе приспособления к физической среде переоценка набора имеющихся в биосистемах функций осуществляется дважды: первый раз — сразу после изменения физического окружения, второй -- после того, как отобранные этим окружением структуры переступают соответствующие пороги координационных механизмов.

Непригодность резистентных к физическим параметрам структур в качестве составной части системы (вышестоящего уровня) скорее всего приведет к выбраковке этих структур и последующему снижению присущей им активности. Отставание процесса коадаптации от приобретения резистентности может закончиться частичным подавлением или даже полной элиминацией вполне резистентных компонентов. Следовательно, исход координационных ограничений может быть тройным (рис. 14): в случае положительного исхода активность компонента может стабилизироваться — при этом она не увеличивается и не уменьшается (2а); может подвергнуться дополнительному усилению (2б); при выбраковке может произойти ослабление функции и обратный перевод ее в до-пороговую зону (2в).

Отмеченная только что особенность ответных реакций чрезвычайно важна для оценки адаптивных возможностей живых объектов. Требование быть коадаптированными, а не только резистентными, должно неблагоприятно сказываться на темпах приспособления. И это понятно: чем больше ограничений накладывается на поведение и развитие компонентов, тем затруднительнее изменение одних частей в системе без сопутствующего изменения других. Системы, для которых характерно большое количество организационных ограничений, называют жесткими (Малиновский, 1964). Таким образом, можно говорить о том, что приспособляемость системы находится, скорее всего, в обратной зависимости от свойственной ей жесткости организации. Ослабление количества и силы связей между элементами должно вести: • повышению устойчивости системы перед лицом всевозможных сдвигов в окружающей среде. Как было отмечено в главе 4, жесткая организация предполагает наличие пониженных порогов чувствительности механизмов координации, иначе — для жестких систем должны быть характерны незначительные объемы допороговых зон. Эта черта неблагоприятно сказывается на адаптивности, ибо допороговые зоны являются хранилищами резервных функций, или функциональных аналогов, которые в случае надобности могут быть использованы в целях компенсации потерь, связанных со снижением эффективности работы структур, потерявших оптимум. В пределе, когда области полностью перекрывают друг друга, сливаясь в одну, адаптивность должна стать нулевой. Отсюда следует, что существование жестко организованных, высокоинтегрированных биоценозов и организмов возможно только в сравнительно постоянных условиях обитания. И наоборот, чем более изменчивыми во времени являются физические параметры (температура, интенсивность света, давление и др.), тем меньше шансов обнаружить в такой среде высокоорганизованные структуры. Этот вывод, можно надеяться, найдет применение не только в экологии и биогеографии, но и в космической биологии. А priori можно с определенной долей уверенности утверждать, что жизнь, и особенно высокоорганизованная, мыслима только на космических телах, для которых характерна сравнительно малая изменчивость температурных, световых и других физических условий. Наличие структур типа сплошной пленки наподобие „мыслящего океана" из "Соляриса" С. Лема возможно лишь при близком к идеальному постоянству параметров внешней оболочки планеты. Конечно, тут важна не только дисперсия внешних параметров, но и их средние значения. В этой связи нельзя оставить без внимания следующую проблему. По-видимому, справедливо часто повторяющееся утверждение, что жестко организованные системы являются более эффективными по сравнению с менее детерминированными. Однако если такое сравнение и

уместно, то, видимо, только по отношению к системам, пребывающим в примерно одинаковых по неопределенности условиях. Малейшее изменение внешних параметров в ту или иную сторону выведет предельно жесткую систему из равновесия, в то время как структура с более слабыми связями при этом пострадает в меньшей степени. Таким образом, система с более слабыми связями сохранит свою устойчивость в более широком диапазоне внешних факторов, хотя ее средняя для всего диапазона эффективность работы будет ниже той, которая присуща узкоспециализированной, жесткой структуре, пребывающей в строго фиксированных условиях в пределах того же диапазона. Однако помещенная в более изменчивую среду последняя структура может и вовсе разрушиться, т. е. потерять всякую эффективность.

Видимо, стоит обсудить следующую мысль. Живым структурам необходима как приспособленность, так и приспособляемость, или адаптивность, однако обе эти характеристики, видимо, могут вступать в противоречие: повышение „жесткости“ связано с потерей приспособляемости, хотя „жесткость“ сулит системам многие выгоды, получаемые от более эффективного функционирования. И наоборот, в сильно изменчивой среде существует необходимость обзавестись слабыми связями и высокой приспособляемостью, которая поддерживается благодаря способности структуры к всевозможным адаптивным перестройкам, а последние требуют затрат энергии и поэтому связаны со снижением эффективности работы. Так что высокая адаптивность может быть несовместима со столь же высокой приспособленностью. Следуя этой логике, трудно ожидать от структур наподобие экосистем коралловых рифов высокой буферности, хотя вряд ли кто усомнится в том, что им свойственна сравнительно большая эффективность.

Приемлемой кажется мысль о том, что вне зависимости от степени изменчивости окружающей среды, в которое попадают организмы, наиболее предпочтительной „целью“ для них является увеличение приспособленности, а в конечном итоге — биомассы, однако как средние по времени величины внешних параметров, так и амплитуда и частота их колебаний выступают в роли факторов, лимитирующих рост приспособленности.

Согласно отстаиваемым в данной монографии взглядам, адаптация выступает как процесс, ведущий к сохранению выживаемости, репродукции и подгонке оптимумов под изменяющиеся условия среды. В этой связи имеет смысл остановиться на вопросе о способности к перемещению оптимумов у отдельных ферментов, клеток, многоклеточных организмов и надорганизменных структур. Выше нами были выделены организменные, популяционные, собственно биоценотические, а также генетические механизмы адаптации. Теперь предстоит описать картину того, как эти способы приспособления взаимодействуют между собой и ответить на вопрос, какова роль каждого из них в едином по сути процессе адаптогенеза.

Обладают ли отдельные ферменты способностью изменять свои оптимумы в соответствии с изменениями в среде? Возможен, скажем, следующий акт приспособления: возмущающий агент приводит к такому изменению конфигурации макромолекулы, что та становится более пригодной к работе в новых условиях. Ведь известно, насколько лабильной бывает третичная и четвертичная структуры белков по отношению к действию температуры, pH, ионной силы раствора и т. д. Однако в большинстве случаев потеря температурного или другого рода оптимума ферментами, видимо, не сопровождается его перемещением в соответствующем направлении. Акклимация на этом уровне хотя и возможна (Александров, 1985), но скорее всего только в весьма узких пределах изменчивости внешнего параметра (Хочачка, Семеро, 1977).

С чисто теоретических позиций логично полагать, что на уровне клетки и многоклеточного организма имеется больше способов приспособления. Так, клетка может обладать способностью синтезировать не только одну, но и несколько форм одного и того же фермента, которые могут отличаться одна от другой по температурному или иному рода оптимуму. Речь идет об изо- и аллоферментах. В этом случае у клетки появляется возможность путем управления активностью генов избежать снижения эффективности

метаболизма при разного рода возмущениях извне. Словом, адаптивные возможности клетки могут быть равными таковым для отдельной макромолекулы или превышать их, В целом клеточные оптимумы могут перемещаться в более широких границах, нежели молекулярные оптимумы.

Понятно, что у многоклеточного организма появляется еще больше возможностей для приспособления благодаря наличию гетерогенности надклеточных образований. По крайней мере с чисто теоретических позиций такая тенденция просматривается.

Наследственное разнообразие элементарных (ферментативных) функций на уровне популяции не должно быть меньше по сравнению с аналогичным разнообразием на уровне особи. Скорее наоборот, естественным популяциям животных и растений присуще значительное разнообразие морф (см. разд. 5.2). Скажем, если в диплоидном организме могут присутствовать не более двух аллоферментов, то в популяции их число подчас достигает десятков. Соответственно этому и норма реакции, а с ней и зона перемещения оптимумов у популяции будет равной таковой для отдельной особи или шире ее. Ясно, что популяция как целое может приспособляться благодаря не только внутриорганизменным перестройкам (дифференциальной активности генов), но и избирательной репродукции морф, тем самым способствуя дополнительному усилению или подавлению активности определенных элементарных функций.

Вен логика изложения данного материала подсказывает, что смена видов-доминантов представляет собой еще один способ, позволяющий расширить границы, в которых могут передвигаться оптимумы. На этот раз речь идет о биоценологических оптимумах. Чтобы этот способ реализовался, достаточно наличия у видов ценоза различий по предпочтительности к тому или иному внешнему фактору. К примеру, повышение температуры воды озера с 5 до 15°C может повлечь за собой замещение холодолюбивых видов фитопланктона теплолюбивыми, в результате температурный оптимум для фитопланктона в целом сдвинется в сторону более высоких температур. Наибольший положительный эффект при этом будет наблюдаться в случае, когда одни виды будут замещаться другими, являющимися функциональными аналогами первых.

Итак, при сравнении адаптивных возможностей разных типов биосистем выявляется следующая закономерность: приспособляемость, а точнее — границы, в которых возможно перемещение соответствующих оптимумов, увеличиваются по мере продвижения от низших к более высоким этажам структурной иерархии. Это — результат все увеличивающегося разнообразия структур и функций. Данный вывод более наглядно представим при помощи схемы (рис. 15) .

В литературе по экологической физиологии часто встречается мысль, что наибольшей устойчивостью к действию повреждающих агентов отличаются отдельные ферменты, несколько меньшей — отдельные клетки и ткани и совсем незначительной — целые организмы. Более того, принято считать, что существование вида возможно в более узком диапазоне внешних параметров, чем выживание отдельной особи (см., например, Проссер, 1977; Карлович, 1983) . Этот вывод, как пишут данные авторы, подтверждается многочисленным фактическим материалом.

Противоречат ли высказывания этих авторов нашим? Во-первых, как пишет Александров (1985, с. 93), это мнение основано главным образом на данных по устойчивости неклеточных белков-альбуминов. Что же касается протоплазматических белков, то для них характерны крайняя неустойчивость *in vitro* и склонность к коагуляции и желатинизации. Во-вторых, заметьте, что здесь речь идет о границах толерантности, об устойчивости разных структур, нас же интересует не столько расстояние между пессимальными точками, сколько способность к перемещению оптимумов, что не то же самое. Границы значений физического фактора, в которых сохраняется хоть какая-то активность, могут быть значительными даже при ничтожной способности к сдвигу всей кривой.

Естественно полагать, что ферменты, являющиеся функциональными аналогами, больше отстают друг от друга на градиенте внешнего фактора в случае, когда они принадлежат

разным особям и тем более видам. Если это и в самом деле так, то отсюда следует, что наиболее тонкая подгонка биоценотических оптимумов осуществляется за счет дифференциальной активности генов и, возможно, конформационной гибкости молекул, а наиболее грубая имеет место при смене видов-доминантов. Таким образом, точность работы механизмов адаптации повышается с продвижением от низших к более высоким этапам структурной иерархии.

5.6. Взаимосвязь механизмов адаптации

Чтобы показать, как взаимосвязаны между собой разные способы адаптации, поставим следующий мысленный эксперимент. Представим себе ситуацию, когда численное значение средового параметра, скажем, температуры, монотонно увеличивается (или уменьшается), начиная от условной нормы, к которой биоценоз хорошо приспособлен, и кончая весьма значительной величиной, с которой данное сообщество организмов никогда раньше не встречалось. Результаты такого рода „эксперимента" представлены на рис. 16. (Эту картину легко получить, заменив ось x -1 на рис. 6 градиентом внешнего фактора. Связь же данной схемы с теми, которые представлены на рис. 13 и 15, состоит в дальнейшей конкретизации понятия об адаптивных переходах и иллюстрации того, как реализуется на деле большая приспособляемость надорганизменных систем.)

Итак, построенная еще в гл. 4 качественно-эвристическая модель функционирования биосистем вместе с положениями, которые мы ввели в настоящей главе, выдает следующий прогноз последствий постепенного ухудшения физической среды. Из схемы видно, что наиболее чувствительными индикаторами ухудшения среды являются суборганизменные, в первую очередь, субклеточные процессы. Это и понятно, поскольку, согласно положениям модели, пороги чувствительности клеточных управляющих механизмов наиболее низки (см. также рис. 6). В некотором диапазоне условий организмы внешне никак не проявляют признаков стресса. При более сильных отклонениях от условной нормы происходят потеря физиологического оптимума, снижение репродуктивного потенциала и гибель некоторых особей в популяциях. Но и это не обязательно должно вести к потере оптимума популяциями, т. е. к снижению эффективности переработки ими энергии и спаду их суммарной биомассы. Когда же последнее имеет место в некоторых видовых популяциях, это вовсе не означает, что и глобальные параметры биоценоза должны с необходимостью претерпевать какие-то сдвиги. И только при выходе фактора среды за рамки привычных колебаний (они отмечены прерывистой стрелкой внизу) наблюдаются элиминация и эмиграция видов, сопровождающаяся распадом экологических ниш и значительным снижением биомассы сообщества. Таким образом, популяционные и особенно биоценотические характеристики наименее чувствительны ко всякого рода изменениям физического окружения.

Как видно из схемы, глобальные параметры ценоза наилучшим образом защищены от возмущающего влияния среды: ухудшение ее биоценоз встречает последовательными «линиями обороны», начиная с клеточной и кончая собственно биоценотической. Нижняя часть схемы характеризует особенности этих «линий обороны». Под условным названием „дифференциальная активность генов" следует понимать все адаптивные перестройки, возможные в пределах индивидуальных норм реакции. Эти организменные механизмы приспособления (биохимические, физиологические, поведенческие, морфологические) включаются при сравнительно незначительном отклонении условий среды от условной нормы. При более сильных возмущениях начинают работать популяционные механизмы — идет дифференциальная репродукция морф (фенотипов), при помощи которой популяционные оптимумы подгоняются под новые условия среды. Дальнейшее ухудшение среды сопровождается снижением численности особей одних и увеличением плотности других видов — имеет место смена видов-доминантов, что представляет собой собственно биоценотические способы приспособления, подгоняющие биоценотические оптимумы под имеющиеся условия обитания. Эти три способа адаптации (организменные, популяционные

и собственно биоценотические) не требуют для своей реализации новой генетической информации, они основаны на дифференциальном повышении или понижении активности предсуществующих генов. Однако когда возмущающий фактор покидает границы привычных колебаний, имеющегося в до-пороговых зонах репертуара поведения уже не хватает для успешной подгонки оптимумов. На этой стадии включаются генетические способы приспособления, работающие путем наследственной изменчивости и естественного отбора.

Рис. 16 содержит ориентировочные данные о темпах каждого из указанных типов приспособления. Точнее, указано лишь время реакции (T_r), т. е. промежуток с момента изменения среды до завершения процесса адаптации. Как видно, время реакции имеет тенденцию к возрастанию по мере продвижения по этажам иерархии снизу вверх. На организменном и суборганизменном уровнях некоторые перестройки могут занимать считанные секунды или минуты, хотя основная масса их и требует более длительных промежутков времени — нескольких суток, недель или даже месяцев. Лимитирующим фактором здесь являются темпы синтеза и распада макромолекул и их комплексов. Популяционные механизмы более медлительные. Это и понятно, ибо на этом структурном уровне адаптивные перестройки лимитируются в основном временем генерации, которое, как мы знаем, для некоторых крупных организмов составляет порядка нескольких лет. Скорость работы собственно биоценотических механизмов приспособления (смена видов-доминантов) тоже зависит в основном от времени генерации. Самый медленный процесс — это генетическая адаптация (T_r - годы, тысячелетия). Кроме времени генерации в роли лимитирующих факторов тут выступают темпы мутирования и частота генетической рекомбинации.

Эта схема наводит на мысль такого рода. Биосистемы, видимо, могут приспособиться даже к очень сильному и непривычному внешнему воздействию, весь вопрос лишь в том, как быстро будет ухудшаться среда. Когда скорость ухудшения условий обитания такова, что адаптивные механизмы не успевают за средой, возможна не только потеря оптимума, но и гибель особей, видов, разрушение ценозов. Данный вывод имеет практический оттенок, ибо на нынешнем этапе взаимоотношений человека и природы крайне полезно знать предельно допустимые нагрузки на естественные сообщества, при превышении которых польза человеческому обществу от разного рода мероприятий может стать ничтожной по сравнению с грозящими потерями. Вообще говоря, общая теория адаптации должна будет послужить в качестве теоретической основы для выработки наилучшей стратегии во взаимоотношениях биологического и социально-биологического компонентов биосферы.

Необходимо обратить внимание на одну, как мы увидим далее, принципиально важную особенность нашей модели адаптивных перестроек. Дифференциальная активность генов имеет место при весьма слабых отклонениях от условной нормы, что обусловлено незначительным порогом чувствительности, свойственным этим механизмам управления и приспособления. При более сильных воздействиях включаются механизмы более высоких уровней иерархии. Однако ясно, что, однажды включившись, организменные механизмы будут работать при всех надпороговых для них значениях внешнего параметра, вплоть до тех, при которых произойдет отказ этих механизмов и гибель организма. А это означает вместе с тем, что одновременно с избирательной репродукцией морф будут осуществляться и перестройки в пределах индивидуальных норм реакции, причем при помощи организменных способов будет достигаться наиболее тонкая подгонка оптимумов. Это справедливо и для биоценотических механизмов, хотя в роли подсистемных здесь будут выступать не только организменные, но и популяционные способы. Приспособительные механизмы более низких структурных уровней входят в состав механизмов более высоких уровней, являясь при этом „линиями обороны" и средством для более тонкой подгонки биоценотических оптимумов. Напомним, что в аналогичной связи состоят, как мы видели, механизмы управления (выражение для иерархии контуров управления см. на с. 119), а также пороги чувствительности (см. с. 122). По сути положение об иерархии способов адаптации является

следствием полученных нами раньше выражений для иерархии контуров управления и порогов чувствительности.

ВЫВОДЫ

1. Все биологические способы приспособления можно сгруппировать таким образом: организменные (биохимические, физиологические, морфологические, поведенческие), популяционные, заключающиеся в дифференциальной репродукции морф (фенотипов), биоценотические, состоящие в смене видов-доминантов, и генетические, или эволюционные, требующие участия мутагенеза, генетической рекомбинации и естественного отбора.
2. Обзор эмпирических данных о роли разнообразия структур (молекул, клеток, морф, видов) в поддержании устойчивости и адаптивности соответствующих биосистем позволяет заключить, что структурное разнообразие на всех уровнях организационной иерархии служит необходимым условием приспособляемости.
3. Адаптацию удобно рассматривать как процесс, ведущий к сохранению выживаемости, репродукции и подгонке оптимумов под изменившиеся условия среды. В такой трактовке это понятие становится применимым как к генетической, так и негенетической адаптации.
4. Согласно нашей точке зрения, быть оптимальным для биосистем означает быть возможно более эффективным в превращении поступающего потока энергии в собственную биомассу. С учетом этого в качестве меры приспособленности предложены: эффективность роста и репродукции, а также траты на поддержание системы в стационарном состоянии. Эффективность максимизируется, а траты минимизируются в ходе негенетической и генетической адаптации.
5. Изменение физических условий (суточные, сезонные, многолетние ритмы, а также „случайные“ сдвиги) приводит к переоценке имеющегося набора функций: одни структуры теряют оптимум, другие его приобретают. Активность приобретших оптимум структур усиливается, а потерявших его — подавляется. В результате во временном сечении биоценоза должны наблюдаться адаптивные переходы из одной зоны в другую (см. рис. 13). Эти переходы идут под контролем соответствующих управляющих механизмов.
6. Адаптивные переходы осуществляются за счет синтеза одних и распада других структур, что требует затрат энергии, часть которой безвозвратно теряется. Этот вывод служит еще одним подкреплением идеи, согласно которой за ходом процесса приспособления можно следить по тратам на поддержание и по биоэнергетической эффективности работы.
7. При адаптации к физическому окружению на каждом из структурных уровней образуются два центра притяжения": сам физический агент, требующий возникновения резистентности, и глобальные параметры биосистемы, толкающие структуры, переступившие порог механизмов управления, к коадаптации. Стационарная точка, куда сходятся траектории поведения системы, отличается тем, что в ней компоненты оказываются не только резистентными, но и коадаптированными друг к другу.
8. Жестко организованные биосистемы обладают низкой приспособляемостью из-за слабо развитых допороговых зон, являющихся хранилищами резервных функций. Поэтому существование таких систем возможно лишь в относительно постоянной среде. Зато такие структуры, видимо, высокоэффективны в константной, привычной для них среде. И наоборот, слабая интеграция способствует приспособляемости, но не эффективности функционирования.
9. Адаптивность, понимаемая как диапазон возможного перемещения оптимумов, становится выше при продвижении в направлении от отдельных макромолекул к клеткам, особям и далее к надорганизменным структурам (см. рис. 15). Однако адаптивность, понимаемая как темпы приспособления, убывает в том же направлении (см. рис. 16) .
10. Чувствительность механизмов адаптации, как и соответствующих способов управления, к сдвигам в среде тем ниже, чем к более высокому уровню структурной иерархии эти механизмы относятся (см. рис. 16) .
11. Приспособительные механизмы более низких структурных уровней входят в состав

механизмов более высоких уровней в качестве подсистемных, являясь при этом „линиями обороны" и средством для более тонкой подгонки биоценотических оптимумов (см. рис. 16).

Лекавичюс Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс, «Мокслас», 1986. - 273 с.

ГЛАВА 6. МЕХАНИЗМЫ ЭВОЛЮЦИИ

6.1. Нетрадиционные представления о механизмах эволюционного развития (литературный обзор)

В этой главе будет идти речь о процессе генетической адаптации, или эволюции. Главное отличие ее от других разновидностей адаптации состоит в том, что начинается она с изменения генотипа особи, а далее следует процесс реализации новой генетической информации, превращение ее в кинетическую составляющую клетки, организма, популяции или всего биоценоза.

Дарвиновская теория естественного отбора была вместе с тем и теорией наследуемых адаптивных перестроек, так что мы будем вынуждены снова и снова возвращаться к дарвиновской точке зрения, которая конспективно была изложена в гл. 2. Там же мы коснулись тех положений генетики, особенно популяционной, которые существенно обогатили дарвинизм и в совокупности образовали новый, несколько модифицированный вариант, который называют синтетической теорией эволюции (СТЭ). В настоящее время ее принято считать официальной, наиболее общепринятой доктриной, описывающей картину эволюционного развития. Вместе с тем нельзя закрывать глаза на тот факт, что именно сейчас эволюционное учение переживает наиболее глубокий со времен Дарвина кризис, о чем говорит хотя бы наличие немалого числа доктрин, весьма продуманных, тонких и правдоподобных, которые иногда рассматриваются как дополнение к дарвинизму, расширение его рамок, но еще чаще трактуются как антидарвиновские. Как нам кажется, эти доктрины стоят несколько в стороне от дарвинизма и СТЭ, если последнюю понимать как продукт синтеза популяционной генетики и теории естественного отбора. Более того, нет сомнения в том, что не некоторые из этих гипотез могут принести большую пользу в выяснении причин и механизмов развития живого мира, поэтому ниже попробуем вкратце изложить их суть, отдав должное их авторам.

Наряду с этим тот факт, что до сих пор СТЭ сохраняет довольно прочные позиции в эволюционной биологии, говорит, думается, не столько о ее силе (об этом речь шла в разд. 2.2), сколько о некоторой слабости конкурирующих точек зрения, а вернее — об отсутствии в настоящее время цельной, по настоящему синтетической картины, которая пришла бы на смену узкогенетической. Тем не менее обзор работ авторов, придерживающихся неортодоксальной точки зрения, для наших целей просто необходим.

Одним из дефектов, приписываемых часто СТЭ, является недостаточное внимание со стороны ее сторонников к механизмам реализации генетической информации в пределах онтогенеза. Этот упрек кажется вполне уместным, ибо популяционная генетика и в самом деле несколько проигнорировала данный круг вопросов. Из-за этого создаются определенные трудности в объяснении, скажем, того, каким образом может идти гармоничное, без потери приспособленности изменение всего организма по ходу эволюции — ведь такая эволюция требует почти одновременного мутирования во многих генах генотипа, что делает прогрессивное развитие маловероятным, если не невозможным.

Этот парадокс по крайней мере частично был решен И. И. Шмальгаузен (1968, 1969). Он начал с того факта, что органы многих животных очень пластичны. Например, печень настолько зависима от соседних органов, что некоторые анатомы утверждают, что она вообще не имеет собственной формы. Даже кости сильно меняют свою форму в зависимости от состояния окружающих тканей. Далее Шмальгаузен предположил, что при наследственном изменении одного из органов в результате ненаследственных модификаций должны меняться и другие органы, находящиеся в функциональной связи с первым. „Взаимное приспособление органов достигается не подбором независимых изменений отдельных органов, а путем непосредственного приспособления измененных органов в

течение индивидуального развития организма. Изменения оказываются сразу же согласованными благодаря существованию коррелятивной зависимости между этими органами" (1969, с. 336). И хотя эти коррелятивные модификации сами по себе не считаются наследственными, ни по форме, ни по сути они ничем не отличаются от наследственных вариаций. Поэтому „согласование отдельных изменений происходит сразу же в процессе развития отдельной особи. Пластичность организмов повышается во много раз, и во много раз ускоряется темп эволюции" (там же) - Таким образом, в эволюции организм изменяется и приспосабливается как целое) он не в состоянии отвечать изолированными реакциями. Эти и другие воззрения легли в основу учения Шмальгаузена о стабилизирующем отборе. Суть его сводится, кроме уже отмеченного, к следующему. Естественный отбор идет даже в том случае, когда организмы пребывают в сравнительно стабильных и оптимальных условиях. Он выражается в двух эффектах: в элиминации мутантов и рекомбинантов, наиболее удаленных от модального класса фенотипов («нормализующий» отбор), а также в накоплении в популяции небольших мутаций, при помощи которых происходит модификация целостной системы организма под прикрытием мало изменяющегося фенотипа (по К. Уоддингтону — «канализирующий» отбор). Первая из этих форм отбора ведет к сохранению достигнутого уровня приспособленности, в то время как вторая направлена в сторону увеличения приспособленности за счет лучшей подгонки частей организма друг к другу и выработки гомеостатических механизмов, делающих онтогенез независимым от флуктуаций в среде и мутаций генов. Все это делает онтогенез устойчивым, стабильным. Становление новообразования согласно учению о стабилизирующем отборе происходит в несколько этапов: сперва в результате мутации или полового процесса появляется сам признак, затем следует ненаследственная перестройка целостной системы организма с учетом влияния на нее новообразования и, наконец, по ходу эволюции негенетические модификации (фенокопии) заменяются наследственными, жестко закрепленными изменениями. При этом фенотип как бы канализирует генетическую изменчивость, направляя ее по определенному руслу. В итоге получается потенциально бесконечный цикл преобразований, стимулированный появлением новообразования.

Идея внутреннего по отношению к организму отбора вынашивалась и обсуждалась еще со времен В. Ру и А. Вейсмана (см. с. 81). В частности, Ру говорил о „борьбе частей" и о «тканевом отборе» в процессе индивидуального развития. Согласно Вейсману, органы, ткани, клетки и даже молекулы борются из-за пищи. В этой борьбе побеждают наиболее сильные и активные части, вытесняющие менее активные. Причем предполагалось, что это справедливо и для наследственных детерминантов: в процессе конкуренции между ними и решается вопрос о том, которым из них суждено дать начало себе, а которые должны погибнуть. Взрослый организм в конечном итоге оказывается результатом отбора на уровне наследственных детерминантов.

Как известно, учение Вейсмана, особенно та его часть, где говорится о конкуренции между наследственными единицами, получило дальнейшее развитие с зарождением популяционной генетики. Понимание гена как единицы отбора быстро распространилось среди генетиков, более того — эти взгляды с завидным упорством отстаиваются до сих пор некоторыми исследователями (например, Dawkins, 1976). Однако, как пишет Шмальгаузен (1969, с. 166), редуccionизм вейсманистского толка в СТЭ не может устраивать биолога, считающегося с реальными процессами в природе, и после многочисленных заблуждений биологи будут вынуждены возвратиться к более адекватным формулировкам Дарвина.

Ранее (см. разд. 3.4.2) мы указали на факты, свидетельствующие о конкуренции между молекулами и клетками многоклеточного организма; ее наличие, видимо, обусловлено отсутствием в организме строгого контроля и управления, такого, который делал бы организм предельно жесткой, беспороговой структурой. Так что, хотя вслед за Шмальгаузеном и другими учеными мы и отбрасываем представления о конкуренции между генами, группами сцепления и геномами, факты заставляют нас считаться с возможностью внутреннего отбора, понимаемого как конкуренция находящихся в избытке ферментов и их

комплексов, а также клеток между собой. Такую версию внутреннего отбора отстаивают, в частности, Уейл и Рейнод (WeiU, Reynaud, 1980). Примером внутреннего отбора, спровоцированного конкуренцией подсистем организма, видимо, можно считать все случаи презиготического отбора (см. с. 95) .

Несколько иное понимание внутреннего отбора находим у Л. Уайта (Whyte, 1965, взято из Любищева, 1973). Он на первый план выдвигает не «борьбу» частей, хотя и она им не отрицается, а „координирующие условия". Это как бы своеобразное биологическое поле. Согласно автору, целое отбирает часть при помощи ограничений, налагаемых на поведение последних, т. е. этот тип отбора основан не на конкуренции, как дарвиновский, а на согласованности, взаимозависимости частей. Тут мы, видимо, впервые в истории биологии встречаемся с принципиально новым толкованием понятия отбора, который по сути предлагается дополнить понятием ограничений. Уайт полагает, что постулированный им отбор не обязательно ведет к гибели организма или его частей, просто поведение последних ограничивается целым. Конечно, возможна и гибель зародышей (летальные мутации), но не в силу вытеснения их другими, а ввиду внутренней несогласованности. Такой отбор обеспечивает направленную эволюцию без всякого участия внешнего, дарвиновского отбора. Вместе с тем автор не отрицает роли внешних факторов, считая, что внешний и внутренний отборы дополняют, а не исключают друг друга.

Во многом схожую позицию занимает Р. Ридл (Riedl 1977) . Так, он полагает, что наличие явных тенденций в эволюции может быть легко объяснено системным характером фенотипа, а вернее — ограничениями, накладываемыми сложной иерархической структурой организма. Усиление любой взаимосвязи, взаимозависимости элементов наподобие той, которая имеется в многоклеточном организме, делает систему лучше приспособленной к имеющимся в данное время условиям, хотя тем самым снижает ее шансы на приспособление в будущем. Взаимосвязанность фенотипа делает взаимосвязанным и генотип, поэтому ни одно эволюционно значимое изменение не может иметь место без того, чтобы не затронуть другие, предсуществующие признаки, к которым новообразование должно быть коадаптировано. Поэтому канал, по которому может продвигаться эволюционирующая жизнь, с увеличением сложности организации сужается. Это и создает впечатление цели, к которой все живое продвигается.

Еще более тонкое представление о роли фенотипа в эволюции можно найти у П. Альберча и Г. Остера (Alberch, 1980; Oster, Alberch, 1982). Анализируя свои и литературные данные, они приходят к следующим выводам. Фенотипы дискретны, в фазовом пространстве они распределены не случайным образом, а кластерами, или группами (1). Вариабельность морфологических признаков существенно ограничена (2). Когда в ходе онтогенеза или филогенеза появляется новообразование, оно занимает отнюдь не случайное место в фазовом пространстве — существуют более и менее вероятные направления развития (3). Эта канализация филогенеза и онтогенеза является результатом эпигенетических взаимодействий во время индивидуального развития (4). Последнее утверждение наиболее важно; согласно ему, гены не являются единственными детерминантами онтогенеза, поэтому будет ли мутация превращена в мутантный признак или нет, зависит от результатов взаимодействия молекул и клеток, от которых исходит обратная связь к генотипу. Более того, посредством этого взаимодействия организм управляет реализацией имеющейся у него генетической информации. Отсюда реализуются только некоторые морфологические признаки из числа потенциально возможных на основе данного генотипа. Это означает, что в каждом поколении только незначительная часть имеющейся в популяции изменчивости на уровне генов достигает статуса хорошо выраженных фенотипических признаков. Да и эта часть еще не застрахована от элиминации, ибо фенотип подвержен еще и действию естественного отбора в дарвиновском понимании. Таким образом, филогенетическое развитие „будет определяться взаимодействием двух неслучайных процессов: образованием морфологических новшеств (контролируется эпигенетически) и дифференциальным выживанием (контролируется внешней средой) " (Alberch, 1980). И далее (там же): естественный „отбор определяет

победителя эволюционной игры, а самих игроков подбирает индивидуальное развитие". Близкие этим идеи высказываются и Б. Гудвином (Good-win, 1981). Он приходит к выводу, что индивидуальное развитие во многом определяется организационными правилами, присущими фенотипу и отсутствующими в генотипе. Одним из таких правил является требование минимума энергии (наименьшего действия). На основании отмеченного реализуются не все возможные с точки зрения генотипа состояния организма; поле потенциальных возможностей ограничивается действием организационных правил. Заканчивая обсуждение концепций внутреннего отбора, необходимо отметить следующее: из сказанного выше нетрудно убедиться в том, что основы представлений о роли фенотипических ограничений в эволюции (Уайт, Ридл, Альберч, Остер и Гудвин) были заложены еще Шмальгаузенем в его теории стабилизирующего отбора. Отношение к ним имеют работы и других авторов (см. Alberch, 1980). Правда, новейшие формулировки подчас гораздо более строгие и опираются на более богатый фактический материал. Видимо, удобнее всего рассматривать их как дальнейшее развитие идеи стабилизирующего отбора, хотя желательно, чтобы термин „внутренний отбор" был сохранен. Наиболее радикальным нововведением, привнесённым в эволюционную биологию упомянутыми авторами, следует считать идею, согласно которой отбор осуществляется не только посредством конкуренции и дифференциального размножения структур, но и путем наложения ограничений на их поведение при мутагенезе и рекомбинациях. Употребление понятия внутреннего отбора в смысле, который имеют в виду Уайт, Ридл, Альберч, Остер и Гудвин, думается, может быть оправдано лишь в той степени, в какой приспособленность особи является конечным результатом, оценивающим степень коадаптации подсистем организма, а не только критерием соответствия между организмом и внешней средой.

В теории Дарвина рассматривалась главным образом эволюция морфологических и физиологических признаков. В ней почти ничего не сказано о механизмах молекулярной эволюции. Это и понятно: в то время биохимия как наука еще только зарождалась. Тем не менее многие последующие годы допускалось, что принцип естественного отбора справедлив и по отношению к биохимическим показателям. Отбираются, мол, особи, но вслед за ними отбору подвергаются и все присутствующие в них белки и кодирующие их структуру гены. Однако не так давно стало ясно, что молекулярная эволюция идет согласно законам, отличным от тех, которым подчиняется морфологическая эволюция. Этот поистине грандиозный переворот в мышлении эволюционистов произошел после того, как специалисты в области экологической и популяционной генетики начали изучать аминокислотные последовательности белков, а также сравнивать свойства ферментов электрофоретическими методами (получение спектров изо- и аллоферментов). Эти методики позволили оценить темпы нуклеотидных замен в генах, а также уровень полиморфизма в природных популяциях. Собранные таким образом факты показали, что скорость накопления генных мутаций и степень полиморфизма на несколько порядков выше тех величин, которые ожидалось на базе ортодоксальных представлений.

Это послужило поводом для появления в 1968 г. теории нейтральной эволюции М. Кимуры (1985). Примерно в то же время близкие идеи были высказаны Кроу (J. F. Crow), Кин-гом (J. L. King) и Джуксом (T. H. Jukes).

В отличие от СТЭ теория нейтральности гласит, что большая часть мутационных замещений обусловлена не положительным дарвиновским отбором, а случайным закреплением (дрейфом) селективно нейтральных или почти нейтральных мутаций. Согласно этой теории, значительная часть обнаруживаемого в популяциях растений и животных полиморфизма белков селективно нейтральна и поддерживается благодаря равновесию между мутационным давлением и генетическим дрейфом. Полиморфизм белков представляет собой просто переходную фазу молекулярной эволюции, ее временное сечение.

Исключительно важным в этой теории является следующее утверждение: скорость замен на уровне ферментов, равно как и доля селективно нейтральных мутаций в данной молекуле

или ее части тем выше, чем меньше функциональных ограничений, налагаемых фенотипом на эти структуры. А поскольку функциональные ограничения отражают важность для приспособленности особи соответствующих молекулярных функций, становится ясно, что генетический дрейф имеет наибольший вес там, где кончается сфера влияния дарвиновского отбора. Таким образом, один парадокс (необычайно высокая частота молекулярных замен) разрешается при помощи другого (в отсутствие естественного отбора частота замен должна быть максимальной!).

Сторонники теории нейтральности не отрицают наличия естественного отбора, полагая, во-первых, что эволюция морфологических и физиологических признаков находится под контролем естественного отбора; во-вторых, некоторая часть нуклеотидных и аминокислотных замен отражается на приспособленности особи, однако таких точек в геноме меньше, чем селективно нейтральных. К примеру, эта теория предсказывает, что третья позиция кодона ввиду свойственной ей синонимичности должна быть более изменчива, чем остальные две. При том же первичном составе белков должно наблюдаться значительное разнообразие последовательностей нуклеотидов в генах. Но даже если и произошла замена аминокислоты, это не обязательно должно повлиять на приспособленность, ибо не все сайты фермента несут одинаково важную функциональную нагрузку. Наконец, потеря функции одним белком может быть компенсирована организмом путем усиления активности другого белка, выполняющего аналогичную функцию и кодируемого другим аллелем или геном. Таким образом, теория нейтральности объясняет тот известный факт, что под покровом однообразного фенотипа в популяциях присутствует подчас огромная изменчивость на молекулярном уровне.

Итак, можно заключить, что теория Кимуры открыла для нас эволюционные последствия той свободы, которая царит на самых низших уровнях структурной иерархии.

Вообще говоря, теория нейтральности выдержала испытание временем и сейчас ее уже никто не считает лишь умозрительной гипотезой, хотя относительно некоторых деталей полной ясности и нет.

Дарвиновская теория эволюции строилась на базе экологической доктрины, названной концепцией борьбы за существование. Под „борьбой" понималось действие всех тех внешних по отношению к особям факторов, которые элиминируют излишек потомков, продуцируемых в каждой генерации. Несмотря на очевидное правдоподобие этой доктрины, теперешним экологам хорошо известно также наличие у многих организмов комплементарного и кооперативного рода отношений между особями того же и разных видов. Спрашивается, можно ли дать объяснение фактам, свидетельствующим о наличии сотрудничества, исходя из понятия борьбы за существование? Предварительный ответ может быть таков: если и можно, то с трудом, ибо на первый взгляд кажется, что эти два утверждения вроде бы исключают друг друга. Одни и те же организмы могут либо враждовать, либо сотрудничать, но не и то и другое одновременно. Наиболее логичным исходом «борьбы» было бы полное вытеснение всех морф из популяций, кроме одной, наиболее активной; то же самое касается и межвидовых отношений — разнообразие видов в биоценозах кажется некоторым парадоксом на фоне представлений о „борьбе" всех со всеми. А ведь разнообразие структур — это необходимое, хотя и недостаточное условие кооперации. Итак, мы вправе требовать от эволюционистов ясных ответов на вопросы следующего рода. Каким образом возникают и поддерживаются разные формы кооперации между организмами? Эволюционируют ли наряду с морфологическими и физиологическими признаками показатели, характеризующие популяцию и экосистему как целое? Если да, то каков механизм такой эволюции?

Для ответа на эти и аналогичные вопросы было разработано несколько доктрин. Одна из них — понятие о групповом отборе (Wynne-Edwards, 1962), суть которого состоит в следующем. Известно, что колебания плотности в природных популяциях, особенно организованных территориальным или иным принципом, на удивление незначительны, что говорит, скорее всего, о гомеостатичности популяций. Причем характерно, что по отношению к своим

пищевым ресурсам популяции проявляют весьма расчетливую стратегию: потребляется лишь то количество пищи, которое не грозит переэксплуатацией ресурсов и последующим резким спадом собственной численности. Далее автор делает предположение, что такие расчетливые популяции в эволюции появились не сразу, они заменили более древние популяции тех же видов, подверженные повышенному риску вымирания ввиду менее выраженной их гомеостатичности. Гомеостатичность же требует соподчинения особей, ущемления интересов отдельных индивидуумов ради блага всей группы. Отсюда вывод: отбор действует не только на отдельные особи, но и на целые группы, причем при групповом отборе на первое место выходят интересы популяции, которым подчиняются интересы отдельных особей. Иными словами, индивидуальный отбор имеет лишь подчиненное значение. То же самое относится и к характеру внутривидовых отношений: „борьба" менее выгодна, чем кооперация и альтруизм.

Итак, Винн-Эдвардс утверждает, что внутривидовая конкуренция и дарвиновский отбор повышают вероятность вымирания групп, в то время как групповой отбор, основанный на кооперации, ведет к сохранению популяций. Следует, однако, обратить внимание на одну особенность этой схемы: хотя речь идет о дифференциальном вымирании групп, для этого не обязательна „борьба" между группами, просто место, освобожденное вымершей группой, занимает другая в результате миграции.

В эволюционной литературе до сих пор широко обсуждается реальность группового отбора. При этом объектом обсуждения служат как внутривидовой „альтруизм" и кооперация (птица подает сигнал тревоги, предупреждающий соседей о приближении хищника; некоторые особи территориальных животных как бы добровольно отказываются от размножения и этим способствуют репродукции всей популяции; пчела жалит врага, угрожающего семье, и гибнет сама; самец и самка вступают в половой контакт, чтобы увеличить комбинативную изменчивость, выгодную с точки зрения популяции), так и симбиоз между видами (отношения между муравьями и тлями; взаимопомощь при нападении эктопаразитов и пр.). В связи с этим необходимо отметить следующее. С момента своего появления понятие группового отбора охватило чрезвычайно широкий спектр явлений, в ней по сути идет речь о всех типах супраиндивидуального отбора, а вернее — об эволюции признаков, полезных не только группе, популяции, но и виду, и биоценозу в целом. Ведь переэксплуатация ресурсов нежелательна и с точки зрения экосистемы, ибо понижает устойчивость последней.

Данная точка зрения была подвергнута критике со стороны некоторых исследователей, однако взамен не было предложено более приемлемого объяснения, пока в 1964 г. У. Д.

Гамильтон (Hamilton, 1964) не выдвинул свою теорию отбора родичей. В ней содержится весьма оригинальное, даже остроумное решение проблемы кооперации и альтруизма.

Частоту своих генов особь может повысить двумя разными способами: путем увеличения количества выживших потомков, а также повышения вероятности выживания и успешного размножения других особей, не являющихся ее потомками. Однако такое возможно только при условии, если эти другие особи являются родственниками, имеющими много общих с данной особью генов. Представим себе ситуацию, когда одна особь, помогая другой, снижает свою приспособленность на величину C , но при этом повышает приспособленность второй на величину B . Чем меньше родство, тем меньше выигрывает данная особь, а вернее — ее гены, повышая приспособленность другой особи. Вообще говоря, естественный отбор повышает не индивидуальную, а совокупную приспособленность, понимаемую как сумма индивидуальной приспособленности плюс влияние этой особи на приспособленность ее родственников, не являющихся потомками.

Согласно этой теории, наличие «альтруизма» и кооперации наиболее вероятно в группах, составленных из близких родственников.

Интересная и во многом справедливая критика гипотезы отбора родичей содержится у Ф. Дарлингтона (Darlington, 1981). Он выдвигает такие аргументы:

1. Единицами отбора являются не гены, как полагает Гамильтон, а особи. Согласно дарвиновской точке зрения, наиболее интенсивная конкуренция должна иметь место как раз

среди родственных особей, поэтому совершенно непонятно, в чем может выиграть особь, способствуя выживанию и размножению своих конкурентов.

2. Из теории отбора родичей следует, что отбор должен вести к генетическому однообразию популяций, что противоречит общеизвестным фактам.

Как подчеркивает Дарлингтон (Etolington, 1978), в природе более распространен не истинный альтруизм, когда некоторые особи повышают шансы на выживание и воспроизводство других за счет снижения собственной приспособленности, а взаимный альтруизм, вернее — взаимопомощь, когда оба партнера получают преимущества от совместных действий. При таком альтруизме как реципиент, так и донор детерминированы, согласно автору, не генетически, а экологически, т. е. они вынуждены сотрудничать не потому, что они родственники (это вовсе не обязательно), а из-за того, что их положение в семье, группе или относительно условий среды различно. Матка у общественных насекомых продуцирует яйцеклетки и потомство, но это она может проделать только в кооперации с самцами и стерильными самками. В то же время стерильным особям выгодно в целях воспроизводства себе подобных сотрудничать с маткой и самцами, а также между собой. Как предполагает этот автор, группы, составленные из особей, связанных в одно целое функциональной взаимозависимостью, эволюционируют путем коэволюции: изменение одного из элементов требует перестроек в остальной части системы. Понятие группового отбора, как и отбора родичей, становится излишним, ибо взаимный альтруизм может быть легко объясним с помощью понятия обычного индивидуального отбора.

Если попытаться наиболее сжатым образом обобщить критические замечания в адрес идеи группового отбора, то это обобщение, скорее всего, выглядело бы примерно так: трудно, если вообще возможно представить себе распространение в популяции признаков, вредных для ее носителей, но полезных в отношении группы; все признаки особи, полезные для ее соседей, должны прежде всего быть полезными ей самой, более того — польза от сотрудничества должна превышать потери, связанные с проявлением заботы о других. Как нам кажется, это очень справедливая критика, ее можно подытожить такой формулировкой: не все, что полезно индивиду, полезно и для популяции, но все, что выгодно популяции, должно быть выгодно и отдельным особям. Поэтому концепция группового отбора либо вовсе не нужна, либо этот отбор «работает» совместно с индивидуальным отбором, основанным на конкуренции.

Что касается отбора родичей, то сфера его влияния, видимо, ограничена видами, для которых характерен общественный образ жизни наподобие пчелиной семьи. Возможно, что истинный альтруизм по отношению к родичам есть не столько причина, сколько следствие далеко зашедшей эволюции внутривидовых отношений.

В дарвиновской теории естественного отбора по сути речь идет о филетическом развитии, или анагенезе. Что касается процесса расщепления видов, или кладогенеза, Дарвином он был освещен в гораздо меньшей степени (Майр, 1974). (Конечно, при филетическом развитии тоже может иметь место превращение одного вида в другой, но суммарное число видов при этом остается неизменным.) Тем не менее у Дарвина была своя точка зрения на кладогенез, и она состояла в следующем. Он полагал (Дарвин, 1936), что основной причиной дивергенции признаков, а затем и видообразования является конкуренция, все та же борьба за существование, происходящая между особями одного и того же и разных видов. Чем больше различия в потребностях, тем слабее конкуренция, поэтому отбором должна поощряться изменчивость, приводящая к различиям между особями, — таким, которые позволили бы им занять разные места в «экономике природы». В результате получается такая картина дивергентной эволюции: сначала возникает многообразие наследственных вариантов, затем они приобретают статус экотипов, подвидов и, наконец, превращаются во вполне обособленные, настоящие виды.

Таким образом, в обеих эволюционных доктринах, созданных Дарвином (анагенеза и кладогенеза), конкуренция выступает в роли первопричины развития. Можно выразиться даже более определенно: дивергентное видообразование, согласно Дарвину, является

результатом негативных отношений между особями. Конкуренция, таким образом, выступает в качестве своеобразной центробежной силы, вынуждающей виды расщепляться.

Как уже отмечалось, СТЭ отбросила концепцию борьбы за существование как излишнюю. Тем самым она отказалась и от дарвиновской трактовки механизмов видообразования. Что было предложено взамен? Теория аллопатрического видообразования. Согласно этой теории, сперва имеет место пространственное разобщение исходной популяции в результате ухудшения условий обитания, образования физических преград или миграции. Затем ввиду отсутствия потока генов между этими группами в них должна идти независимая эволюция, ведущая к дифференциации в соответствии с местными условиями и случайно действующими факторами. Когда эти группы вновь оказываются вместе, возможен интенсивный обмен генами, однако вопреки ожиданиям он обычно ведет не к исчезновению, а к еще большему увеличению различий (смещению признаков) в результате того, что гибриды оказываются менее жизнеспособными или менее плодовитыми. А поскольку наибольшую склонность к скрещиванию проявляют наиболее похожие особи, крайние, наиболее различающиеся варианты имеют возможность оставить большее число потомков по сравнению с другими особями. Смещение признаков заканчивается репродуктивной изоляцией — расщепление завершено.

Эта теория допускает, что видообразование возможно и тогда, когда пространственная изоляция групп не является полной, однако в этом случае условия среды в локальных местообитаниях должны сильно различаться, тем самым порождая мощное давление отбора. Этот механизм называют парапатрическим видообразованием.

Существуют, однако, данные, свидетельствующие в пользу представления о так называемом симпатрическом видообразовании, когда дифференциация видов происходит при совместном обитании (Ehrlich, Raven, 1969; Snaydon, Davies, 1976; Grant, Grant, 1979; Rosenzweig, Taylor, 1980; Северцов, 1981). Авторы, принимающие эту точку зрения, на первое место ставят дизруптивный отбор и конкуренцию, которые действуют наподобие центробежной силы. Пока трудно сделать окончательный вывод насчет того, который из указанных трех способов видообразования наиболее распространен в природе. Скорее всего, все они реальны, и каждый из них имеет свою, присущую ему сферу действия.

Дарвинисты и сторонники СТЭ представляют себе эволюцию как постепенное преобразование органических форм, осуществляющееся благодаря накоплению небольших по своему фенотипическому эффекту мутаций.

Главный теоретический аргумент против постепенного, или градуалистического, развития состоит в трудности объяснения эволюции таких сложных органов, как крыло птицы, глаз и др. Совершенно неясно, скажем, в чем может состоять адаптивная ценность для организма пресмыкающегося обрубка, который миллионы лет спустя превратится в крыло. Кроме того, имеются и чисто эмпирические доводы против. Палеонтологи упорно, с давних пор твердят об отсутствии ископаемых переходных форм между таксонами. Создалось впечатление, что виды возникают быстро, скачками и также быстро вымирают, большую же часть времени они пребывают в стазисе, равновесии со средой.

Эти и некоторые другие аргументы привели часть эволюционистов к позициям, которые только с натяжкой можно назвать дарвиновскими. Примером может служить гипотеза «счастливых монстров», предложенная Р. Гольдшмитом (R. В. Goldschmidt), согласно которой виды и даже надвидовые таксоны могут возникать внезапно, в результате одной единственной мутации («макрмутации»), без действия отбора. Современная генетика, однако, такой ход событий признает нереальным.

Представители СТЭ отсутствие ископаемых переходных форм обычно объясняют неполнотой палеонтологической летописи, а эволюцию сложных структур наподобие крыла — тем обстоятельством, что промежуточные структуры могут выполнять совершенно иную функцию, нежели окончательно оформившиеся. Кожаная перепонка между передними конечностями и туловищем пресмыкающихся могла сперва служить в качестве приспособления для терморегуляции, затем — для поддержания равновесия тела и

выполнения планирующих прыжков при спуске по склону, пока, наконец, не превратилась в орудие полета.

В противовес этой точке зрения в последние годы появилась гипотеза прерывистого равновесия (punctuated equilibrium) — Gould, Eldredge, 1977. Воззрения этих авторов во многом близки, хотя и не идентичны более ранним идеям, высказывавшимся Дж.

Симпсоном, Р. Гольдшмитом и др. Концепция прерывистого равновесия сводится к следующим утверждениям. Большую часть времени организмы пребывают в сравнительном равновесии со средой, видимые изменения в этой фазе отсутствуют. В определенные моменты это равновесие прерывается внезапными скачками, в ходе которых имеет место видообразование. Скачок индуцируется обычно крупными мутациями, переводящими фенотип в совершенно новое состояние, минуя промежуточные стадии, причем одновременно изменяются многие признаки особей. Длительные периоды застоя объясняются неспособностью мутационных замен так преобразовать фенотип, чтобы перестройка его была гармоничной, координированной. В периоды равновесия идет накопление лишь небольших мутаций, мало влияющих на видимый фенотип.

Но какие внешние силы управляют этими скачками? На это сторонники теории прерывистого равновесия отвечают: направление видообразованию задается посредством взаимодействия видов, или видовым отбором. Это понятие было разработано С. Стэнли (Stanley[^] 1975). Этот автор полагает, что СТЭ не в силах дать объяснение макроэволюционным событиям, ибо она исходит из чересчур узкого понимания отбора, его необходимо дополнить представлением о дифференциальном выживании и такой же дивергенции видов. Виды внутри родов и семейств соревнуются точно также, как особи внутри популяций. Более того, видовой отбор зиждется на изменчивости, поставляемой во многом случайным, как и мутагенез, процессом видообразования. Этот отбор благоприятствует видам, которые расщепляются и эволюционируют с наибольшей скоростью. По словам автора, естественный отбор (в дарвиновском понимании) обеспечивает макроэволюцию не более чем сырым материалом и делает возможным тонкую подгонку видов, прошедших через видовой отбор.

Анализируя эти различия, необходимо отметить, что наиболее радикальным нововведением из числа предложенных сторонниками теории прерывистого равновесия является не скачкообразность развития — СТЭ отнюдь не утверждает, что оно не может быть достаточно быстрым, чтобы рассматривать его как скачок в эволюционном масштабе времени. Более важно другое, а именно утверждение, что эволюция — как ее темпы, так и направление — во многом зависит от фенотипических ограничений и взаимодействия между видами.

На необходимость пристального изучения эволюционистами взаимоотношений между видами в сообществе указывал еще Дарвин (1939). К сожалению, в то время экологическая теория пребывала в зародышевом состоянии, поэтому эти пожелания не могли вылиться в сколь-нибудь значительное дополнение к дарвинизму.

В 1946 г. И. И. Шмальгаузен (1968, с. 199) писал, что биогеоценоз (= экосистема) выступает как „регулирующий аппарат эволюции“, в то время как отдельный вид является объектом управления, т. е. экосистема задает направление эволюции входящих в состав биоценоза видов. Имеется и канал обратной связи: отобранные фенотипы (а вслед за ними и генотипы) воздействуют на экосистему, что в свою очередь влечет за собой изменение вектора естественного отбора. Более того, «сам естественный отбор протекает под руководящим влиянием взаимоотношений в биогеоценозе» (там же, с. 213). Далее автор поясняет эту мысль: „если общее состояние биогеоценоза выражается в среднем известной уравновешенностью и его элементы вполне приспособлены к условиям существования в биогеоценозе, то естественный отбор будет в основном удерживать особей каждой популяции на „нормальном“ уровне их приспособленности и тем самым поддерживать состояние равновесия (стабилизирующая форма отбора) . Если же в состоянии биогеоценоза происходят сдвиги в определенном направлении, (...) то естественный отбор будет идти в пользу известных уклонений, более отвечающих изменившимся условиям существования. Это ведет к новым приспособлениям и перестройке организации (движущая форма

естественного отбора)".

Эти идеи дальше развивались другими исследователями. Так, Б. Б. Родендорф (1980), а также В. В. Жерихин и А. Н. Расницын (1980) на основании собственных и литературных данных пришли к заключению, что реальная эволюция видов по темпам дивергенции сильно отстает от потенциально возможной, высчитанной с учетом частоты мутирования и времени генерации; вероятнее всего, роль факторов, тормозящих и канализирующих эволюцию видов, выполняет экосистема, точнее — связи между видами. Управление изменчивостью видов со стороны сообщества необходимо, ибо самопроизвольное изменение видов, как полагают эти авторы, может привести к распаду всего биогеоценоза. Схожие идеи можно найти у А. Буко (Eocot, 1978), Н. А. Мещерякова и Б. Я. Пахомова (1980) и ряда других эволюционистов. В. Бок (Bock, 1972, 1979) тоже приходит к выводу, что эволюция канализируется путем взаимодействия между видами. Эти взаимодействия автор классифицирует таким образом: вытесняющие (exclusionary), основанные главным образом на конкуренции, а также коэволюционные, которые включают в себя, в частности, отношения между хищником и жертвой, паразитом и хозяином, опылителем и растением. Как считает автор, при обоих типах взаимодействия отбор действует одновременно на все виды, вовлеченные в контакт. Тем не менее исход, к которому эти взаимодействия приводят, в корне разный: конкуренция ведет к смещению признаков или вытеснению одним видом другого, а потребительские отношения имеют тенденцию развиваться в сторону все более тесного сотрудничества вплоть до облигатной взаимозависимости. При потребительстве наблюдается коэволюция видов. Важной является мысль автора, согласно которой на начальных фазах адаптивной радиации видов преобладают вытесняющие отношения, впоследствии переходящие в коэволюционные.

В последние годы значительно возрос поток литературы, посвященной проблемам коэволюции. В этом потоке особо выделяются несколько гипотез. Одна из них касается процесса „растекания" жизни, завоевания ею новых пространств за счет радикальных новообразований. Укрепилось мнение, и оно выглядит вполне обоснованным, что „первопроходцами" обычно являются фото синтезирующие растения. После того, как они обживают новую адаптивную зону, вслед за ними туда устремляются фитофаги, деструкторы и хищники, причем первые две из этой группы вынуждены приспосабливаться к растениям, в то время как растения более независимы в своей эволюции (Гиляров, 1955; Ehrlich, Raven, 1964; Baker, Hurd, 1968; Van Steenis, 1977). Однако справедливо и то, что одни растения в отсутствие гетеротрофов, и в первую очередь деструкторов, неспособны обеспечить круговорот биогенов. Так что независимость растений как в эволюционном, так и в чисто функциональном плане кажется сомнительной — по крайней мере к такому выводу приводит ознакомление с теперешней экологической литературой. В этом свете становится возможным ответ на вопрос, когда-то выдвинутый Дарвином: почему до сих пор существуют такие примитивные формы, какими представляются нам, скажем, все микроорганизмы. Ответ прост: жизнь может существовать только в виде экосистемы с характерной для нее взаимозависимостью трех «функциональных царств природы» (Ю. Одум): автотрофов, макро- и микроконсументов; поэтому в своей эволюции виды тоже проявляют взаимозависимость. В потоке времени жизнь продвигается единым фронтом. Эта идея содержится в работах В. И. Вернадского (1940), И. И. Шмальгаузена (1968), Г. А. Заварзина (1979) и др.

Концепция экосистемы дала о себе знать в еще одной мысли, касающейся в первую очередь хода адаптивной радиации. Как известно, условием стационарности экосистем является равенство годовых темпов синтеза и распада органического вещества ($A = R$). В противном случае ($A < R$ или $A > R$) структура становится нестабильной, и если такое положение дел сохраняется длительное время, экосистема может разрушиться. Вслед за некоторыми исследователями (Ю. М. Свирежев, 1977; Н. И. Базилевич, 1979) логично полагать, что несбалансированность процессов созидания и деструкции органического вещества может служить мощнейшим стимулом к адаптивной радиации, в ходе которой должна

восстановиться стационарность. Эта чрезвычайно ценная мысль, к сожалению, не была дальше развита.

С учетом вышеотмеченного можно предположить, что эволюционировали не только виды, но и экосистемы. Иными словами, вполне возможно, что экстремизации подвергались кроме прочего и глобальные параметры сообществ, такие как темпы круговорота биогенов, суммарная биомасса, видовое разнообразие и др. Эта мысль выглядит вполне уместной на фоне теперешней экологии. Среди тех, кто отстаивал эту точку зрения на эволюцию, особенно выделяется Вернадский (1940). В частности он писал, что эволюция ведет к увеличению „биогенной миграции атомов в биосфере" (с. 143). Схожие идеи высказывались А. Лоткой (Lotka, 1925), Г. Литом (Lieth, 1976), М. А. Воинственским (1978) и целым рядом других исследователей. Большинство этих авторов эволюцию экосистем не отрывают от эволюции видов, однако считают, что эволюция шла как бы двумя путями: в ходе нее совершенствовались не только виды, но и качества экосистемы как надвидового агрегата. В литературе существует описание еще одного механизма, якобы причастного к эволюции экосистем. Это понятие экосистемного, или биоценотического, отбора, предложенное М. Данбаром (Donbar, 1960) и впоследствии поддержанное Р. Левонтином (Lewontin, 1970). Согласно этим авторам, экосистемы могут быть вовлечены в конкуренцию, и те из них, в которых виды менее коадаптированы между собой, имеют больше шансов элиминироваться по сравнению с теми, которые выработали более прогрессивный тип организации, не допускающий больших колебаний численности особей и предупреждающий вытеснение одними видами других. Эта концепция по крайней мере внешне очень напоминает идеи Винн-Эдвардса, некоторые даже считают ее ультракрайним случаем того же группового отбора. Однако нелегко себе представить гибель целых групп особей из-за недостаточно развитой организации общественной жизни и еще труднее вообразить себе конкуренцию и гибель целых биоценозов. Может быть, поэтому понятие экосистемного отбора не получило до сих пор более широкой поддержки.

В целом несколько непонятным кажется то обстоятельство, что, имея в своем распоряжении хорошо разработанную концепцию экосистемы, эволюционисты, однако, ею не пользуются вовсе или применяют лишь эпизодически, при решении частных проблем, в то время как эта концепция могла бы сыграть прямо-таки революционизирующую роль. Причина такого весьма пренебрежительного отношения специалистов по вопросам эволюции к экологии заключается, на наш взгляд, в недооценке того опыта, который накоплен дарвинизмом. И в первую очередь чувствуется пренебрежение к методологическим урокам прошлого. Дарвин доказал нам плодотворность актуалистического подхода, согласно которому перед тем как строить теорию эволюции, необходимо изучить функционирование теперешних структур, чтобы затем законы функционирования включить в состав объяснений эволюционных событий. Никакая, даже самая лучшая тактика не может помочь исследователю, если у него хромает стратегия.

6.2. Понятие о каскадном отборе

В разд. 1.6. была высказана мысль, что в эволюционной биологии, особенно когда речь идет об удаленных во времени событиях, не всегда удается проследить даже цепь предшественников, не говоря уже о тех функционального рода связях, в которые эти предшественники и их части вступали. В этом случае, видимо, остается лишь актуалистический подход, который состоит в том, что изучаются функциональные связи между частями существующих в настоящее время биосистем, а также с абиотическим окружением. Допустив, что в принципе такого же типа связи сохранялись на протяжении всего исследуемого промежутка времени, обнаруженные законы функционирования включаются в эксплананс объяснений эволюционных событий. При таком подходе законы развития выводятся из принципов функционирования существующих в данный момент биосистем. Как мы видели, этот методологический принцип с успехом использовался Дарвином.

Необходимо отметить, что конкретно-содержательная сторона дарвиновской концепции функционирования живых систем (идея борьбы за существование и представление о полном отсутствии такой борьбы на уровне организма и его частей) не совсем соответствует действительности. В этом, думается, убедил нас материал, изложенный в гл. 3. С учетом этого материала в гл. 4 нами была составлена несколько более сложная по сравнению с дарвиновской система постулатов, отражающих закономерности функционирования живых объектов. Как нам представляется, она не только более сложная, но и более полная. С другой стороны, нет сомнения в том, что и нашей теории функционирования присуща большая степень абстрагирования и, если хотите, редукции, она не учитывает многих частных особенностей. Тем не менее мы не сомневаемся в том, что везде, на всех уровнях структурной иерархии, начиная с клеточного и кончая биоценотическим, имеет место как борьба, так и сотрудничество. И некоторая сложность нашей доктрины заключается в том, что эти две крайние, казалось бы, взаимоисключающие формы отношений между частями биосистем тесно переплетаются, дополняя друг друга, и обычно в стационарных режимах мы наблюдаем определенный компромисс между этими противоположными качествами. Это и привело нас к ослабленной посредством введения понятия о порогах версии о жизни как о функциональной иерархии. В результате получилось нечто отличное от того, как себе представлял взаимоотношения между частями биосистем Дарвин, и тем более от того, что имеется сейчас на этот счет в СТЭ (см. разд. 2.2).

Согласно логике изложения, принятой в данной монографии, модификация принципов функционирования должна с неизбежностью вести к ломке исходных представлений о ходе процессов индивидуального и эволюционного развития. Такова особенность всех гипотетико-дедуктивных схем, в том числе и нашей.

Итак, нам предстоит ввести в эволюционную теорию те шесть принципов функционирования биосистем, которые были сформулированы в гл. 4. В этих целях введем сперва несколько отличающееся от общепринятого понятие естественного отбора.

У Дарвина естественный отбор выступает как дифференциальная выживаемость и такая же репродукция особей. С одной стороны, под словом «дифференциальная» понимается некая избирательность отбора, т. е. предполагается, что он действует в определенном направлении, причем это направление, согласно дарвинизму, является более или менее инвариантным во времени, законе подобным. С другой стороны, в роли первоисточника эволюционного развития выступает неопределенная изменчивость — мутации, а для них, как известно, характерна почти полная неопределенность поведения. Таким образом, если абстрагироваться от всех менее существенных, чисто внешних признаков естественного отбора, то останется одно: некие ограничения, налагаемые на генетическую, а значит, и на фенотическую изменчивость. Мутации задают биосистемам поле потенциальных возможностей, а отбор избирательным образом его ограничивает. Иными словами, из того, что могло бы реализоваться на основе реально наблюдающегося мутагенеза (но не мутантогенеза!) и последующей генетической рекомбинации, на самом деле осуществляется лишь небольшая часть, и естественный отбор есть не что иное как те избирательные ограничения поля возможностей, которые и придают процессу эволюции направленность. А происходит ли это ограничение посредством избирательной гибели особей или в результате иных, более или менее значимых событий — это не столь существенно.

В таком понимании естественный отбор превращается в своеобразный «черный ящик», на входе которого подаются „случайные“, ненаправленные мутации, а на выходе получается нечто явно неслучайное, направленное (рис. 17). Собственно говоря, именно «неслучайность» процесса развития и дает нам право на применение термина эволюции. Ранее (см. разд. 1.4) мы предложили внедрить в биологию понятие информации как избирательного ограничения неопределенности поведения (в широком, кибернетическом смысле этого слова) объектов живой и неживой природы. Согласно этой точке зрения, берущей начало у У. Р. Эшби, любое дополнительное требование, вводимое в систему, есть вместе с тем и приобретение ею дополнительной информации, а внешне она проявляется как

ограничение поля возможностей системы. Разнообразие элементов системы при таком подходе не может служить показателем ее информативности, им может быть лишь степень избирательности ограничений (см. рис. 1 и комментарий к нему). С учетом этого естественный отбор можно рассматривать как генерирующий информацию механизм, т. е. как те избирательные ограничения, которые фиксируются в закодированном виде на уровне генетического материала, материализуясь в компактной форме (Лежачий, 1983).

Понимание естественного отбора как избирательных ограничений ценно в нескольких отношениях. Во-первых, оно сосредоточивает внимание на самой сути явления, абстрагируясь от всех менее существенных сторон. Тем самым становится возможным расширение круга явлений, подпадающих под данное понятие, что само по себе выгодно с точки зрения задачи синтеза биологических знаний. В частности) нам известно, что изменчивость и эволюция тканей и органов многоклеточных организмов испытывает сильнейшие ограничения со стороны организменных координационных механизмов, однако мы знаем также, что ткани и органы не подвержены дифференциальной выживаемости и репродукции — организм выживает и размножается как одно целое. Ограничение изменчивости частей организма и их эволюция тут налицо, хотя дарвиновский отбор на суборганизменных уровнях вроде бы и отсутствует. Или возьмем экологические сообщества. По общему признанию) они тоже подвержены эволюции, под которой в данном случае понимается более или менее направленное изменение во времени таких глобальных характеристик экосистем, как величина потока энергии, скорость круговорота и др. Однако вряд ли возможно дифференциальное выживание и такая же репродукция этих систем — во всяком случае такое трудно себе представить. Более вероятным механизмом такой эволюции могли бы быть координационные ограничения, налагаемые экосистемой на изменчивость составляющих ее видов. Нам представляется, что на основании такого, более объемистого представления о естественном отборе появляется возможность объединить в одну теоретическую схему концепцию нейтральности, понятия о внутреннем, индивидуальном) групповом и видовом отборах, о которых речь шла выше (см. разд. 6.1) .

Нечто сходное с тем, что сейчас происходит в отношении понятия естественного отбора, в свое время имело место с понятием полового процесса: выявление его наиболее существенных сторон (а именно, того обстоятельства, что половой процесс ведет к обмену разнородным генетическим материалом) позволило специалистам в области генетики микроорганизмов включить в круг явлений, подпадающих под определение этого термина, конъюгацию, трансформацию и трансдукцию. Думается, от этого генетическая наука только выиграла.

Еще одно преимущество, которым может воспользоваться исследователь, оперирующий понятием ограничений, заключается в том, что понятие «ограничение» почти немислимо без какого-либо поясняющего слова, скажем, „термодинамическое“, в то время как выражение „естественный отбор“ не влечет за собой вопроса: а каким образом и под действием каких сил ненаправленная изменчивость на входе превращается в то, что мы называем эволюцией. Это, однако, скорее психологический, чем сугубо деловой мотив, и отмеченное нами не должно истолковываться читателем как призыв к отказу от термина естественного отбора. Что действительно необходимо в целях синтеза знания, так это расширение рамок этого понятия путем абстрагирования от всех менее существенных, внешних деталей.

Есть некоторое основание полагать, что роль естественного отбора, как его понимал Дарвин, уменьшалась в ходе эволюции. Дело в том, что живые структуры проявляют явную тенденцию к дивергенции с последующей специализацией и интеграцией специализированных частей. Когда-то организмы были, видимо, внеклеточными и представляли собой лишь сгустки нуклеиновых кислот и белков, затем путем агрегации из таких сгустков постепенно возникли клетки. Многие миллионы лет спустя клетки объединились и образовали колониальные формы, которые дали начало настоящим многоклеточным организмам с высокоразвитой специализацией и интеграцией органов и тканей в пределах целого организма. Но этим процесс агрегации не ограничился. Через сотни

миллионов лет эволюции некоторые многоклеточные организмы, в свою очередь образовали колониальную и истинно общественную форму организации. Параллельно, может быть, с самого момента возникновения жизни на Земле шли дивергенция биологических форм и объединение их в экологические сообщества, где виды оказывались связанными друг с другом единым потоком энергии и круговоротом вещества. Общим для всех этих тенденций было то, что конкуренция, «борьба» между организмами отчасти уступила место кооперативным отношениям. Изменение функционального статуса биосистем не могло не повлиять на механизмы их развития. Уменьшение роли негативных отношений между организмами, безусловно, должно было уменьшить роль дарвиновского отбора, хотя координационные ограничения и не стали при этом менее жесткими, скорее наоборот, в высокоинтегрированных системах они занимают ведущее положение. Здесь нетрудно усмотреть „эволюцию эволюции“, подразумевая под этим модификацию самих механизмов развития.

Указанная тенденция и связанные с ней последствия были подмечены еще в 1967 г. Р. Розеном (1969). Он писал (с. 197—199): „эволюция организмов типа клеточных колоний внесла в биологию новый элемент в отношении как физиологии отдельных членов колонии, так и биологии популяций. Организм, входящий в состав колонии, был в известной мере защищен от давления отбора (в дарвиновском понимании этого термина — Э. Л.), действовавшего на свободноживущие организмы, причем эта защита была тем эффективнее, чем выше был уровень организации этой колонии. Вместе с тем отбор стал действовать на самую колонию как независимую единицу, конкурирующую с другими колониями (...) Полная биологическая автономия каждого отдельного члена колонии становилась несовместимой с высоким уровнем организации колонии, и поэтому члены таких колоний должны были подвергнуться косвенному отбору в отношении их ценности в качестве составной части общей колониальной организации (выделено мною — Э. Л.). Эволюционный переход от колониальной организации к настоящим многоклеточным организмам принес с собой новую характерную черту - разделение функций между отдельными клетками организма (...) В этих условиях давление отбора уже не действует непосредственно на отдельные клетки, а направлено на организм как единое целое. Взаимоотношения индивидуальных организмов друг с другом развивались в том же направлении (...) Сначала отдельные особи (...) были независимы от остальных особей этой популяции. Затем некоторые виды многоклеточных организмов неизбежно сами приобрели своего рода колониальную форму организации, и тогда на такую организацию начало непосредственно действовать давление отбора. Как следствие этого, у наиболее высокоразвитых колониальных форм появляется разделение труда". В конце автор заключает: „...там, где минимизируется конкуренция, отбор прекращается" (там же). В принципе мы согласны с этим выводом с одной лишь поправкой: прекращается, и то не полностью, лишь дифференциальное выживание и репродукция частей, но не их отбор, понимаемый в более широком контексте. Можно выразиться еще более определенным образом, а именно, одной из причин, приводящих к снижению выживаемости или способности к репродукции особи, может быть как раз непригодность мутантной ткани или органа „в качестве составной части общей организации". Безусловно, гибнет или оставляет меньше потомков не часть, а вся особь, но при этом ограничивается поле возможностей конкретной части.

Круг вопросов, решаемых эволюционистами, необычайно широк, однако наиболее важными среди них на сегодняшний день являются два: во-первых, при помощи таких механизмов ненаправленная генетическая изменчивость на входе биосистем превращается в куда более направленное эволюционное поведение на выходе и, во-вторых, какие показатели биосистем подвергаются экстремизации, или оптимизации, в ходе эволюции?

Начнем с первого вопроса. Воспользуемся при этом нашей теорией функционирования биосистем, а также некоторыми общепринятыми положениями эволюционной теории. Пожалуй, основным правилом, при помощи которого мы собираемся связать принципы функционирования с эволюционными законами, будет следующее: взаимозависимость при

функционировании ведет к зависимости при развитии. Там, где эта зависимость близка к облигатной, как в случае частей многоклеточного организма, приспособленность частей теряет самостоятельное значение, она становится производной от приспособленности всей системы. Это и понятно: части организма, как правило, растут, воспроизводятся и гибнут вместе, как одно целое. Взаимозависимость особей в популяциях и видовых популяций в сообществе менее выражена, однако в той мере, в какой эта зависимость дает о себе знать, приспособленность особей и популяций является производной от приспособленности систем, в состав которых они входят. Наряду с этим, как мы полагаем (см. гл. 4), даже в организме, не говоря уже о надорганизменных системах, присутствуют пороги и обусловленный ими селфинг частей, так что даже приспособленность клетки многоклеточного организма, не говоря уже о более автономных структурах, может рассматриваться как вполне самостоятельная величина. Функциональная независимость есть вместе с тем и свобода при развитии. Вообще говоря, приспособленность любой биосистемы, входящей в состав другой живой структуры, есть сумма двух составляющих: ее собственной (селфинговой) приспособленности плюс вклад в приспособленность всей системы (коадаптивная приспособленность). Это общее правило, хоть оно и требует большей детализации, послужит нам методологическим руководством при поисках объяснений эволюционного типа.

Договоримся первоначальным источником новой генетической информации для всех типов организмов считать возникающие в генеративных клетках мутации — ненаправленные, в отдельности не поддающиеся точному прогнозу вариации в структуре генетического материала. Как известно, в большинстве своем мутации по фенотипическому эффекту либо нейтральны, либо вредны, однако некоторая часть их может породить новообразование, повышающее приспособленность. Генетическую рекомбинацию, или половой процесс, будем считать вторичным источником генетической и фенотипической изменчивости. При этом кроме весьма простых механизмов обмена генами, например, конъюгации, трансформации, трансдукции у бактерий и рекомбинации между вирусными геномами, существуют и весьма сложные, такие как парасексуальный и истинно половой процесс. В последнем из этих случаев кроссинговер осуществляет рекомбинацию генов в пределах групп сцепления, редукционное деление мейоза перетасовывает сами группы сцепления в пределах генома, а при оплодотворении идет перегруппировка гаплоидных геномов с образованием диплоидных зигот. Надо иметь в виду, что, как правило, генетическая рекомбинация в природе имеет место лишь в пределах одного и того же вида.

Любое, даже самое прогрессивное новшество, которому суждены долгая жизнь и широкое распространение, берет начало от единичного мутанта или рекомбинанта. В свою очередь от мутации до мутанта и от рекомбинации до рекомбинанта лежит весьма сложный путь, и для того чтобы уяснить себе возможную судьбу генетических вариаций, необходимо хорошо знать закономерности реализации генетической информации и ход индивидуального развития. Тут еще раз хочется напомнить, что мутация, мутантный признак и мутант — понятия близкие, но не тождественные. Присутствие мутанта, или мутантного организма, всегда предполагает наличие в генетическом материале мутации; обратное утверждение может быть неверным. То же самое справедливо и для „рекомбинации" и „рекомбинанта". С эволюционной точки зрения представляется ошибочным рассматривать генотип как кинетическую часть метаболизма. Он выполняет информационную функцию, его приспособленность является в буквальном смысле производной от приспособленности фенотипа. В этом, как мы увидим далее, кроется причина эволюционной пассивности генов, и эта пассивность отчасти обусловлена ходом онтогенеза. Отсюда становится ясным, что если рассматривать сами по себе мутации, то все они в момент появления пребывают в истинно нейтральной зоне (см. рис. 7 и 13). Иными словами, сами по себе мутации никак не влияют на приспособленность своих носителей: чтобы это имело место, требуется перевод новопоявившейся генетической информации в кинетическую сферу. Кроме того, это означает, что мутагенез не подвластен координационным ограничениям, и, возможно, именно

это и порождает свойственную мутагенезу стохастичность.

Итак, чтобы мутации стали объектом отбора, или функциональных ограничений, им требуется усиление с переводом в кинетическую сферу. В роли усилительных механизмов могут выступать: 1) транскрипция с последующей трансляцией мутантного гена; 2) увеличение внутриклеточной концентрации продуктов мутантного гена; 3) митоз клеток-носителей с образованием ткани; 4) размножение особей-носителей данного признака; 5) расо- и видообразование. Ясно, что при крайне благоприятном исходе мутантный признак, первоначально присутствовавший у одной единственной особи, может стать достоянием подавляющего большинства видов экологического сообщества.

Согласно нашим представлениям, клеточные механизмы управления обладают хотя и незначительным, но все-таки не нулевым порогом чувствительности к внешним и внутренним возмущениям. Это положение нашло отражение во временном сечении биосистем в виде истинно нейтральной зоны (см. рис. 13). На этом основании можно полагать, что часть мутантных замен может избежать действия отбора, который в данном случае выступает как клеточные координационные ограничения. Для этого достаточно, чтобы фенотипический эффект мутации был незначительным или вовсе отсутствовал. Теоретически возможны следующие истинно нейтральные мутации: 1) изменение в ДНК, не приводящее к модификации первичной структуры белковой молекулы благодаря «вырожденности» кода; 2) изменение первичной структуры без сопутствующей потери функциональных качеств молекулы; 3) изменения в генах, кодирующих „избыточные" белки; 4) мутации в „молчащих" локусах. Совершенно прав М. Кимура, утверждая, что судьба такого рода мутаций будет определяться не отбором, а взаимодействием между мутагенезом и генетическим дрейфом. Это и понятно: там, где отсутствуют ограничения, господствует присущая генетическим событиям неопределенность, граничащая с хаосом. Эта черта присуща, однако, лишь самым низким этажам структурной иерархии, это — характерное свойство молекулярной эволюции. В целом же основные положения теории нейтральности полностью согласуются с нашей точкой зрения на судьбу мутаций с незначительным фенотипическим эффектом.

Согласно теперешним представлениям генетиков, мутации с примерно равной вероятностью возникают как в функционально важных, так и в нейтральных с точки зрения приспособленности участках генома. Однако совершенно другая картина получается при сравнении между собой не нуклеотидных замен, а мутантных признаков фенотипа. Оказывается, что функционально значимые, важные для развивающегося и взрослого организма признаки намного более консервативны в эволюционном плане, их полиморфизм намного менее выражен по сравнению с нейтральными или почти нейтральными признаками. Данная закономерность особенно ярко выражена на уровне отдельных ферментов. Сопоставление этих двух групп фактов приводит к выводу, что фенотип не может изменяться так же хаотично, как и генотип, у фенотипа есть свои правила эволюции. С учетом наших принципов функционирования можно предположить, что некоторые мутантные признаки либо «прячутся» в разных допороговых зонах — потому мы их и не обнаруживаем при поверхностном рассмотрении, либо элиминируются вместе с гибелью особей-носителей. Как бы там ни было, ясно, что часть свойственной генотипу неопределенности поведения исчезает на уровне фенотипов. Разберем этот вопрос подробнее.

Чтобы возникшие в генеративных клетках мутации усилились, эти клетки должны пройти естественный путь хотя бы до начальных стадий эмбриогенеза. В какой бы стадии онтогенеза не проявила себя мутация, в первую очередь реагируют клеточные механизмы управления и адаптации. Перед этим, однако, обычно требуется самоусиление мутации путем транскрипции и последующей трансляции, причем концентрация генного продукта должна превышать порог чувствительности клеточных механизмов контроля. При превышении порога мутантный генный продукт изменяет окружение для остальных компонентов клетки, нарушая установившееся равновесие. На это возмущение клетка отвечает координационной

переоценкой, подобно той, которая наблюдается при адаптации к изменению внешних по отношению к организму условий (см. с. 182). Клетка заново, с учетом новоявленного продукта решает вопрос о качественном составе и количественных пропорциях компонентов, о месте и времени начала и конца синтеза молекул и перестраивает свой метаболизм соответствующим, как правило, адаптивным образом. Иными словами, клетка путем самоорганизации ведет поиск наиболее стабильного и оптимального режима функционирования в условиях измененной мутацией внутренней среды.

Теоретически возможны следующие исходы координационной переоценки. Во-первых, мутация может привести к частичной или полной потере активности соответствующего генного продукта, однако несмотря на это клеточные механизмы адаптации находят способ компенсации данного дефекта, скажем, путем усиления синтеза сходного по функции белка, кодируемого другим аллельным или неаллельным геном. В этом случае декодирование мутантного гена, скорее всего, будет приостановлено. В результате новообразование снова окажется в истинно нейтральной зоне. Так или иначе, благодаря внутриклеточным перестройкам возможно полное или почти полное восстановление клеточной приспособленности, а значит — и превращение селективно вредной мутации в нейтральную. М. Кимура так и именуется эти мутации — нейтральные.

Когда клетка не находит способа превращения вредной мутации в полезную или по крайней мере в нейтральную за счет регуляции активности генов, наблюдается снижение клеточной приспособленности. В этом случае будет иметь место снижение митотической активности клетки. При наиболее неблагоприятном исходе мутация может полностью исключить функцию какой-либо ткани или нескольких тканей, что скорее всего приведет к снижению приспособленности всего организма. Такое может произойти, однако, только в том случае, если надклеточные способы адаптации не смогут перестроить всю систему так, чтобы мутантная функция осталась по крайней мере нейтральной.

И, наконец, возможен ещё один исход, когда мутация приводит к повышению клеточной приспособленности. На основании наших принципов функционирования можно предложить следующее условие полезности любой мутации или рекомбинации: новообразование должно повышать селфинговые качества системы, являющейся его носителем. Иными словами, механизмами управления и адаптации будут подхватываться такие изменения, которые повышают приспособленность соответствующих структур-носителей безотносительно к тому, как это может повлиять на приспособленность других структур того же и более высокого ранга. По отношению к соматической клетке многоклеточного организма это означает, что будут подхватываться вариации, которые стимулируют образование соответствующей клеточной популяции, причем возможно больших размеров. Как бы парадоксально это ни звучало, наибольшей приспособленностью отличаются опухолевые клетки. Их селфинговые качества наиболее развиты.

Однако вернемся к судьбе полезной для соматических клеток вариации. По всем показателям она должна способствовать митозу мутантных (или рекомбинантных) клеток, в результате которого появляется мутантная ткань и имеет место усиление активности мутировавшего гена, которое раньше или позже приводит к превышению порога координации смежного более высокого структурного уровня. В ответ на это произойдет координационная переоценка уже с участием надклеточных механизмов контроля. Здесь новая ткань и орган будут оцениваться по их вкладу в приспособленность всего организма, т. е. в счет тут будут идти главным образом коадаптивные качества новообразованных клеток и тканей, а не их селфинговые характеристики. По аналогии с описанными выше внутриклеточными перестройками в принципе опять возможны те же исходы: 1) нейтрализация полезного для клеток, но снижающего приспособленность всего организма новообразования за счет надклеточных перестроек; 2) снижение приспособленности особи ввиду ее неспособности к компенсации; 3) повышение приспособленности организма.

Таким образом, положительный вклад генетической вариации в клеточную приспособленность из-за рассогласования векторов координации еще не означает повышения

приспособленности всего организма. Селфинг, доведенный до своего предела, вреден не только для вышерасположенных структурных уровней, но и для структуры, его проявляющей. Отбором поощряется лишь умеренный селфинг, когда вредные для вышестоящего уровня признаки находятся в допороговых, т. е. нейтральных для него зонах. Поскольку клетка находится в зависимости от остальных клеток многоклеточного организма, ее приспособленность оказывается составленной из клеточной, по сути — селфинговой, и коадаптивной приспособленности, которая может быть оценена по вкладу данных клеток в поддержание всего организма. Наибольший успех поэтому будет сопутствовать тем мутациям, которые повышают как селфинговые, так и коадаптивные качества клеток. Это и понятно, ибо для того, чтобы попасть в сферу влияния надклеточных механизмов управления и адаптации, новый признак должен быть усилен, что возможно лишь благодаря ненарушенной способности клеток-носителей к митозу. Все, что полезно для особи, должно быть полезным и для клетки, однако не все, что выгодно клетке в отношении ее приспособленности, положительно влияет на стабильность над клеточных структур. Кстати, к сходному выводу мы пришли еще при рассмотрении временного сечения биоценоза (см. с. 124).

Функционирование клеток и тканей в многоклеточном организме, казалось бы, строжайшим образом координировано. Однако явление раковых разрастаний говорит о возможности конфликтных ситуаций в организме. Существует еще одна группа фактов, представляющих интерес с точки зрения взаимоотношений между частями организма и эволюционными последствиями этих отношений: речь идет, пожалуй, о наиболее „узком месте" в онтогенезе многих организмов, а именно, о мейозе и оплодотворении. Дело в том, что в ходе этих процессов клетки временно избегают контроля со стороны надклеточных механизмов. Первичные половые и генеративные клетки не участвуют прямым образом в поддержании особи, как это делают соматические клетки и ткани. Поэтому надклеточный контроль над этими клетками ослаблен. С момента выхода половых клеток из полостей организма он и вовсе отсутствует. На этом основании можно предсказать следующий ход микроэволюционных событий: мутации, сообщающие половым клеткам повышенную конкурентоспособность при оплодотворении, могут быть поддержаны клеточным отбором даже в противовес надклеточному, и эти мутации могут постоянно присутствовать в природных популяциях, правда, в сравнительно небольшом количестве. Речь идет о настоящих селфинговых признаках, которые, скорее всего, пребывают в допороговой зоне. Данный прогноз подкрепляется многочисленными наблюдениями над явлением так называемого презиготического отбора. Суть его состоит в селфинге стволовых клеток и гамет, а не в конкуренции хромосом или генов, как иногда утверждается. Селфинг в данном случае сводится к конкуренции клеток за право участвовать в оплодотворении, и любая мутация, сообщающая генеративной клетке повышенную конкурентоспособность, будет подхвачена презиготическим отбором. Никакие другие эффекты мутации в счет не идут. Наибольшей приспособленностью будут отличаться те продукты мейоза, которые чаще других участвуют в оплодотворении. Механизмом повышения приспособленности может быть как искривление хода мейоза в свою пользу (мейотический драйв), так и большая проворность при конъюгации (гаметический отбор). Однако с момента оплодотворения мутантный признак становится подвластным организменным механизмам контроля, которые в случае усиления переоценивают его с точки зрения уже коадаптивных, а не селфинговых качеств. Как уже отмечалось, мутации по своему фенотипическому эффекту могут быть нейтральны, вредны или полезны. В случае нейтральности или полезности для организма мутации, повышающей приспособленность половых клеток, она может получить весьма широкое распространение в популяции. Чаще всего, однако, будет иметь место несовпадение направлений векторов координации, осуществляемой генеративной клеткой, с одной стороны, и организмом, возникшим с ее помощью, — с другой. Произойдет снижение приспособленности организма, в результате чего надклеточный и индивидуальный отборы войдут в конфликт с презиготическим. Конечным итогом, скорее всего, будет некий

компромисс между этими двумя разнонаправленными тенденциями, и частота данного аллеля установится на сравнительно невысоком, допороговом уровне, не грозящем виду. Это и в самом деле наблюдается во многих случаях презиготического отбора (см. с. 95—96). В этом феномене заслуживает особого внимания тот факт, что надклеточный и индивидуальный отборы не способны, как этого и следовало ожидать на основе нашего понимания адаптивных явлений, полностью элиминировать вредные для особей, но полезные для гамет мутации. Эти типы отбора представляют собой весьма грубый способ контроля над изменчивостью, и эта грубость, кроме прочего, исходит из неспособности координирующих работу биосистем механизмов управлять всеми проявлениями жизнедеятельности вплоть до самых незначительных.

Допустим, что новообразование успешно прошло барьеры клеточных и надклеточных организменных способов управления и стало мутантным признаком взрослой особи. Дальнейшая судьба его во многом зависит от того, как он повлияет на селфинг особи-носителя. Сам факт, что мутация успешно прошла проверку на коадаптацию тканей и органов в системе организма, говорит о пригодности ее в качестве одного из компонентов индивидуальной, или организменной, приспособленности, которая по отношению к популяции выступает как селфинговая. (Следует напомнить в этой связи, что селфинг становится таковым лишь по отношению к вышерасположенному структурному уровню — надсистеме, для самой же системы это не что иное, как та же координация.)

Одним из „внешних“ компонентов индивидуальной приспособленности является, конечно, конкурентоспособность особи. В свою очередь она определяется отношениями в пределах экологической ниши особи: ее способностью к эффективному поиску и утилизации ресурсов, сопротивляемостью давлению со стороны конкурентов (особей того же или других видов), хищников, паразитов, возбудителей инфекционных заболеваний, а также устойчивостью к неблагоприятным абиотическим условиям. Дарвин, говоря о „борьбе за существование“, имел в виду главным образом эти отношения между организмом и средой. Отмеченные качества и определяют, как он писал, приспособленность особи.

Другим компонентом индивидуальной приспособленности является успех при размножении, измеряемый мальтузианским параметром. Более того, усиленное размножение особей олицетворяет их селфинг. Однако тут сразу же выявляется проблема следующего порядка, которую должна решить особь. Если она размножается вегетативным путем, без обязательного присутствия других особей того же вида, задача упрощается. Удачный мутант у таких видов способен быстро размножиться, полностью вытеснив при этом «дикий» тип. Куда более сложная ситуация возникает у видов с истинно половым размножением. Чтобы оставить потомков, особи таких видов вынуждены образовывать родительские пары или более многочисленные группы. По отношению к репродукции взаимозависимость самца и самки близка к облигатной, а у многих видов и в самом деле является облигатной. Это означает, что в системе самец - самка порог нулевой или близок к нулевому, и любое, даже самое незначительное, нарушение коадаптации между членами пары должно сказаться на размножении. Следовательно, брачные партнеры неспособны эволюционировать иначе, как только вместе, единым фронтом, и вряд ли могут существовать мутации, полезные для размножения самки или самца, но вредные для размножения их обоих (такowymi были бы по определению допороговые для данной системы мутации).

Итак, чтобы мутантный признак мог быть усилен, необходимо размножение особей-носителей, но у многих видов это мыслимо только при сохранении определенных количественных соотношений между полами и коадаптивности половых партнеров. Данное требование — не что иное, как еще одно координационное ограничение, на этот раз со стороны популяции, а точнее — половых партнеров; оно избирательным образом действует на генетическую и фенотипическую изменчивость особей. Мутации, ведущие к ослаблению коадаптивных качеств любого члена пары, будут отбрасываться отбором.

В то же время у многих видов успех особи при размножении зависит не только от коадаптации самца и самки, но и от конкурентоспособности в пределах одного и того же

пола, чаще всего мужского. Самцы, вышедшие победителями в „борьбе“ из-за самок, обычно оставляют наибольшее число потомков, поэтому любые вариации в фенотипе, повышающие такого рода конкурентоспособность, будут поощряться отбором на уровне особи. Кстати, Дарвин подметил и эту сторону взаимоотношений между особями, что нашло отражение в его теории полового отбора (Дарвин, 1953).

Из всех возможных исходов в качестве примера для дальнейшего обсуждения выберем тот, когда мутация успешно проходит проверку на пригодность к селфингу особей (т. е. на конкурентоспособность и половую коадаптивность) и стимулирует их размножение.

Нетрудно предсказать, что в этом случае частота мутантного гена в популяции со временем увеличится, а мутантный признак еще больше усилится. При таком развитии событий раньше или позже наступит момент, когда новообразованная функция начнет сказываться на глобальных характеристиках популяции, на ее приспособленности. Это вызовет реакцию со стороны популяции как определенным образом организованной системы. Иными словами, произойдет координационная переоценка всего функционирования популяции с учетом новой функции, ее коадаптивных качеств.

Чтобы уяснить для себя возможные исходы такой переоценки, вспомним вкратце данные об организационных особенностях природных популяций (см. разд. 3.3). В популяциях многих, если не всех, видов существуют разные типы гетерогенности особей одного и того же вида, на основе которой возможно образование всякого рода агрегаций, в которых часто обнаруживается разделение труда — от примитивного до весьма тонкого. Об одной из таких форм внутривидовых отношений — между особями разного пола — мы только что упомянули, однако внимания заслуживают и другие виды кооперативных отношений (см. табл. 1 нас. 77). К тому же многочисленные данные указывают на то, что разделение труда благоприятно сказывается на приспособленности групп, а через нее — и отдельных особей (см. также Лекавичюс, Бальчюнас, 1986). С учетом этого становится ясно, что мутация, повышающая селфинг особей-носителей до такой степени, что имеет место вытеснение ими всех остальных фенотипов, являющихся членами сообщества действующей группы, не может быть подхвачена отбором по той простой причине, что такое вытеснение будет сопровождаться падением не только групповой, но и, косвенным образом, индивидуальной приспособленности. Координационные ограничения со стороны сообщества действующей группы тут будут выступать в роли отрицательной обратной связи, препятствующей чрезмерному усилению данного новообразования.

Здесь легко подметить наличие определенной аналогии между селфингом особей, с одной стороны, и клеток многоклеточного организма — с другой. Однако имеются и некоторые отличия. При внезапном повышении клеточной приспособленности, например, при злокачественных разрастаниях, может иметь место гибель всего организма, в то время как селфинг особей вряд ли может привести к самоубийству популяции из-за менее тесной интеграции ее компонентов. Более вероятен другой исход, а именно, пригодные для особей, но вредные для всей популяции мутантные признаки просто не получают дальнейшего распространения и будут храниться в весьма обширной для этого структурного уровня допороговой зоне (см. рис. 13). Иными словами, частота этой мутации будет поддерживаться на сравнительно низком уровне, который определяется влиянием, оказываемым на индивидуальную приспособленность, с одной стороны, и на приспособленность сообщества действующей группы — с другой.

Взаимозависимость при функционировании порождает зависимость эволюционного характера. Применительно к популяционному уровню это означает, во-первых, что при наличии кооперативного рода отношений между особями наибольшее распространение должны получить генетические вариации, которые повышают не только селфинговую, в данном случае — индивидуальную, но и коадаптивную приспособленность, т. е. приспособленность сообщества действующей группы или популяции. Объясняется это просто: повышая степень адаптации группы, особь косвенным путем способствует и собственной адаптации. В то же время мутантный признак не получит распространения, если он будет

выгоден группе, но вреден особям-носителям, ведь для того чтобы стать достоянием всей группы или значительной ее части, он должен быть усилен за счет селфинга особей, проявляющемся в дифференциальной репродукции морф, т. е. в вытеснении одних морф другими. Надо иметь в виду также, что при отсутствии кооперативных отношений, когда имеет место лишь непрекращающаяся конкуренция, отмеченный окольный путь просто отсутствует, и повышение приспособленности одних особей автоматически ведет к ее понижению у других. Другой смысл, вкладываемый в утверждение, с которого начинается данный абзац, состоит в следующем: эволюционируют не только признаки особей, но и групповые, популяционные показатели, такие как смертность, рождаемость, мальтузианский параметр, возрастная и половая структура и др. Это — эволюция организационных и функциональных показателей популяций как систем определенного типа. И, наконец, для такой эволюции вовсе не обязательно, чтобы группы были подвержены дифференциальному выживанию: в качестве механизма отбора здесь выступают координационные ограничения со стороны всей популяции. Это они действуют избирательным образом на наследственную и фенотипическую изменчивость особей, вынуждая их изменяться в наиболее благоприятном для всей популяции направлении.

Наследственная вариация, успешно прошедшая барьеры популяционных механизмов координации, увеличивает свою частоту путем дифференциальной репродукции морф и, усилившись, закрепляется в зоне X2 (см. рис. 13). Тот факт, что она обосновалась в этой зоне, говорит о ее пригодности в качестве компонента популяционной приспособленности. Эта приспособленность опять же имеет две стороны, она отражает степень коадаптации мутантных признаков с немутантными в пределах всей популяции и в то же время указывает на способность популяции к дополнительному росту численности. Последний эффект характеризует селфинговую приспособленность вида в рамках биоценоза. В способности популяции к росту мы видим еще один способ увеличения силы мутантного признака: удачная мутация или рекомбинация может превратить вид, пребывавший до этого как бы в тени, на грани исчезновения, в один из ведущих компонентов биоценоза. Конечно, при этом возможно превращение других видов из основных во второстепенные. По сути речь идет о смене видов-доминантов.

Потенция к увеличению численности - это необходимое, но отнюдь не достаточное условие для значительного роста стационарной численности популяции. Дело в том, что численность каждой популяции контролируется всей экосистемой и, в первую очередь, компонентами экологической ниши данной популяции — ресурсами, конкурентами, видами-потребителями, физическими условиями. Смена видов-доминантов всегда происходит с участием биоценологических механизмов управления, ибо это настолько крупная перестройка, что в ходе нее непременно переступается биоценологический порог. Иными словами, при смене видов-доминантов осуществляются главным образом переходы X2\X3<X3 (См. рис. 13). Поэтому, чтобы закрепиться в зоне X3, мутантный признак должен проявить кроме селфинговых качеств еще и коадаптивность по отношению к остальным признакам биоценоза. Надо иметь в виду также, что на приспособленности биоценоза не отражается появление у одного из видов единичного мутанта; чтобы такой эффект вызвать, численность особей-носителей должна быть увеличена до весьма значительных величин, при которых и имеет место преодоление биоценологического порога. Но после того, как порог преодолен, приводятся в действие биоценологические координационные механизмы, которые осуществляют переоценку всех имеющихся к данному моменту в зоне X3 функций, включая и вновь появившуюся, в аспекте их пригодности в качестве частных функций по поддержанию биоценоза. И, конечно же, наибольшее распространение получают те наследственные вариации, которые увеличивают не только приспособленность соответствующей популяции, но и совокупную приспособленность ценоза.

Специфичность координационных ограничений на этом этапе будет определяться специфичностью организации сообщества как определенной совокупности видовых популяций. В разд. 3.2 мы пришли к заключению, что многие природные биоценозы

представляют собой довольно строго организованное целое, для них характерна функциональная иерархия, хотя и ослабленного по сравнению с организмом типа. Этот и другие выводы послужили нам отправной точкой в составлении общей схемы отношений типа „часть—часть" и «часть-целое», помещенной в гл. 4. С учетом этого материала можно предсказать, что мутация, сообщающая одному из видов повышенную конкурентоспособность благодаря, скажем, большей эффективности поимки жертвы, не обязательно должна получить широкое распространение, хотя она, естественно, сначала и будет подхвачена самой популяцией. Как и на других структурных уровнях, координация и здесь выступает в роли отрицательной обратной связи, блокирующей усиление признаков, когда те благоприятны только для отдельных видов-носителей, и в роли положительной обратной связи, когда мутантный признак увеличивает приспособленность не только соответствующих видов, но и ценоза в целом. При том разделении труда, которое мы наблюдаем в сообществах, невозможен постоянный рост приспособленности какого-либо вида за счет снижения приспособленности остальных компонентов ценоза. В случае, когда новообразование даже с учетом возможной подгонки его ко всем остальным, в том числе и находящимся в допороговых зонах, функциям не находит должной поддержки со стороны биоценоза, оно переводится обратно в зону $X_2 \setminus X_3$, становясь при этом нейтральным по отношению к приспособленности сообщества. Численность особей-носителей в этом случае остается незначительной.

По-иному развиваются события в случае положительного исхода, когда в результате соответствующих перестроек в биоценозе новая вариация получает дополнительный стимул к усилению - на этот раз посредством расширения ареала, а также за счет расо- и видообразования. Конечно, для этого может быть недостаточно одной единственной вариации; скорее всего, удачная мутация повлечет за собой целый шлейф признаков, хранившихся до того момента в допороговых зонах. Без участия такого рода „мобилизационного резерва" трудно себе представить макроэволюционные события. Процесс образования видов, согласно нашей точке зрения, подчиняется довольно строгим правилам, в частности координационным ограничениям со стороны глобальных параметров биоценоза. По своей направленности макроэволюционный процесс ненамного уступает избирательным эффектам на более низких этажах иерархии. Избирательность координационных ограничений в эволюционном плане проявляется в том, что не каждое новообразование повышает или хотя бы не снижает приспособленность биоценоза как целого. Эта приспособленность тем выше, чем больше стационарная биомасса сообщества. Поэтому при макроэволюции будут особо поощряться те наследственные вариации, которые приводят к росту эффективности функционирования биоценоза. Отсюда становится очевидным, что эволюционируют не только признаки клеток, особей, популяций, но и глобальные показатели экосистем, хотя для этого и не требуется дифференциальной гибели целых сообществ.

Итак, направление эволюции видов во многом задается биоценозом, более того, она канализируется им таким образом, что виды принуждаются к приобретению качеств, повышающих приспособленность всего ценоза. Однако на уровне сообщества очевидно наличие селфинга и конкуренции, что делает возможным накопление в зоне $X_2 \setminus X_3$ потенциально вредных для сообщества признаков. Конкуренция делает возможным вытеснение в ходе эволюции менее приспособленных видов более приспособленными, однако этот процесс находится под контролем биоценоза, поэтому смена видов-доминантов и полное вытеснение видов возможно лишь при условии, что вытесняющие и вытесняемые виды являются функциональными аналогами, причем установившееся видовое разнообразие не должно быть потеряно. С учетом отмеченного макроэволюцию можно считать предсказуемой в той степени, в какой нам известны свойственные биоценозу инварианты функционального плана.

Попробуем суммировать все сказанное относительно судьбы генетических вариаций. Представляется возможным ответить на один из двух вопросов кардинального значения,

которые стоят перед современной эволюционной биологией, а именно, каким образом неопределенная генетическая изменчивость на входе биосистем превращается в куда более направленное эволюционное развитие на выходе? Ответ следующий. Поле потенциальных возможностей для биосистем, задаваемое мутациями и рекомбинацией, избирательным образом ограничивается клеточными, надклеточными, популяционными и биоценотическими механизмами координации, а также абиотической средой. Благодаря этим ограничениям, выступающим в виде требования быть коадаптивными, а также приспособленными к физическим условиям, признаки особей, видовых популяций и биоценозов изменяются во времени не хаотически, а с известной направленностью. Эти ограничения можно рассматривать, видимо, (см. с. 213), как естественный отбор, понимаемый в наиболее широком, общебиологическом смысле. Таким образом, естественный отбор предлагается понимать как требования функционального плана, предъявляемые ко всем новообразованиям. При этом эффекты отбора могут быть тройного рода. Генетические вариации, ведущие к снижению приспособленности, могут либо прятаться в допороговых зонах, либо элиминироваться вместе со структурами-носителями, либо, в случае увеличения приспособленности, усиливаться путем мультипликации, вытесняя свои менее приспособленные аналоги. Но при этом пороги переступают все новые функции, и процесс развития не прекращается ни на минуту.

С учетом нашего понимания информации как избирательного ограничения неопределенности поведения (см. разд. 1.4) становится очевидным, что естественный отбор, а точнее — координационные и абиотические ограничения, представляют собой генераторы биологической информации. Поток информации от генных продуктов (в самом широком смысле этого термина) к генам становится возможным благодаря существованию обратной связи, т. е. кинетического рода ограничениям, накладываемым на генетическую изменчивость. Сначала, конечно, должен возникнуть мутантный генный продукт, но затем с учетом влияния его на приспособленность, оценивается и качество самой мутации. Таким образом, требования функционального, в частности фенотипического, плана фиксируются в закодированном виде, становясь генетической информацией, материализованной в компактной форме. Есть основания думать, таким образом, что при эволюции информация „течет" не от генов к признакам, а скорее в обратном направлении.

Несмотря на специфичность ограничений, накладываемых на наследственную изменчивость каждым из структурных уровней, в событиях, происходящих на каждом из них, есть нечто общее. Так, чтобы мутантный или рекомбинантный признак мог преодолеть порог смежного более высокого уровня, ему требуется усиление чаще всего за счет мультипликации генного продукта. В роли способов усиления могут выступать: транскрипция с последующей трансляцией, повышение концентрации генного продукта в клетке, митоз, репродукция особей, расо- и видообразование. После того как порог пройден, происходит координационная переоценка всего набора функций с учетом ново появившейся. Переоценка направлена на коадаптацию надпороговых функций, однако при поиске наиболее приспособленного состояния биосистема путем самоорганизации может как подавлять отдельные функции, в том числе и мутантную, переводя их обратно в до-пороговую зону, так и стимулировать их усиление с переходом в следующую надпороговую зону. Когда коадаптация измененного мутацией или рекомбинацией признака с остальными признаками не происходит, приспособленность биосистемы падает, что увеличивает вероятность ее элиминации.

Всю эту последовательность (усиление, преодоление порога, переоценка) мы предлагаем называть элементарным циклом отбора, а всю совокупность таких циклов, начиная с субклеточного и кончая биоценотическим, — каскадным) или многоуровневым, отбором (Лекавичюс, 1980). В схематическом виде его можно представить себе следующим образом (рис. 18). Потенция к развитию возникает вместе с возникновением генетической вариации. Затем идет ее самоусиление путем транскрипции и трансляции, переоценка клеточными механизмами координации, дальнейшее усиление путем митоза, переоценка с помощью

надклеточных организменных способов управления и так далее до превращения «дикой» популяции в мутантную или рекомбинантную и оценки ее собственно биоценоотическими механизмами, т. е. путем взаимодействия видов между собой. Конечно, новоявленный признак может и не дойти до биоценоотического уровня, «застряв» в любой из допороговых зон либо вовсе элиминируясь.

Значительная часть мутантных и рекомбинантных признаков, согласно концепции каскадного отбора, «застревает» в допороговых зонах. Это — истинно и условно нейтральные признаки. Данная особенность эволюции нашла отражение и во временном сечении биоценоза (см. рис. 7). По всей видимости, эти признаки могут служить в качестве мобилизационного резерва для эволюции. В ходе очередной переоценки они из нейтральных могут превратиться в полезные и в виде своеобразного шлейфа быть увлечены вслед за удачными новообразованиями. Это очень важный момент в эволюции биосистем, без которого развитие стало бы, по-видимому, и вовсе невозможным. Вопрос о роли нейтральных и условно нейтральных мутаций в эволюции впервые был поднят и во многом решен И. И. Шмальгаузен (1940).

Чтобы попасть в сферу влияния расположенных выше механизмов управления, новый признак должен быть соответственным образом усилен. А это предполагает его пригодность в качестве элемента селфинговой приспособленности. Иными словами, чтобы стать полезным для всей системы, признак прежде всего должен быть полезен ее компоненту-носителю, в противном случае усиление невозможно.

Следует обратить внимание на еще одну особенность модели каскадного отбора: при адаптации к абиотическому фактору всегда образуются два центра притяжения". Это — сам внешний фактор, требующий появления устойчивости к нему, и глобальные параметры биосистемы, не допускающие потери коадаптации. Элиминация или снижение приспособленности возможны как в результате недостаточной устойчивости, так и вследствие снижения коадаптивных качеств. В связи с этим становится очевидным, что темпы приспособления — генетического и негенетического — должны быть тем ниже, чем более „жесткой" является организация биосистемы. При „жесткой" организации немыслимы объемистые допороговые зоны, равно как и значительный мобилизационный резерв, в результате чего возможности для адаптивных перестроек становятся ничтожными.

Сама по себе ссылка на координационные и абиотического рода ограничения указывает лишь на механизм отбора, но не на природу тех ограничений, которые налагаются на генетическую изменчивость. Попробуем разобраться в сути этих ограничений.

Ясно, что генетическая адаптация, как и все другие формы приспособления, направлена на поддержание и рост приспособленности — эту мысль мы повторяли неоднократно. Однако опять же все зависит от определения термина приспособленности. Мы склонны рассматривать любого рода адаптацию как процесс, ведущий к сохранению жизнеспособности и репродукции, а также к подгонке оптимумов под изменившиеся условия среды, причем быть оптимальным для биосистем означает иметь наибольшую при имеющемся наборе функций эффективность превращения поступающей энергии в биомассу (см. с. 171). Именно такова природа координационных ограничений (разд. 4.2).

Однако необходимо помнить, что эволюция может идти и без предшествующего изменения условий среды, т. е. в неизменных условиях. В этом случае возможно повышение точки оптимума без передвижения кривой «приспособленность-градиент внешнего параметра» в стороны. Это положение вроде бы не должно вызывать особенных возражений со стороны эволюционистов, тем более что оно совместимо с понятием стабилизирующего отбора. Кстати, именно И. И. Шмальгаузен в первые показал возможность повышения приспособленности организмов благодаря малым мутациям при неизменном положении модального класса фенотипов.

Итак, наиболее общим ответом на вопрос о природе естественного отбора мог быть следующий: биосистемы подхватывают те генетические вариации, которые повышают их эффективность функционирования, а в конечном итоге — стационарную биомассу. В этом

состоит прогрессивная эволюция органического мира.

В разд. 6.1 мы вкратце остановились на тех теоретических положениях, которые существенно дополнили дарвинизм и тем не менее не были включены (или были включены в неполной мере) в СТЭ. Речь идет в первую очередь о теории стабилизирующего отбора (И. И. Шмальгаузен и К. Уоддингтон), понятии коррелятивных связей, или координационных ограничений, направляющих индивидуальное и эволюционное развитие органов и тканей (И. И. Шмальгаузен, L. Whyte, R. Riedl, P. Alberch, G. Oster, B. Goodwill), теории нейтральности (М. Kimura), гипотезе группового (V. Wynne-Edwards) и видового (S. Stanley) отборов, биоценотических ограничений (И. И. Шмальгаузен, Б. Б. Родендорф, В. Бок и др.). Эти авторы пытались исследовать и объяснить то, что, по их мнению, не было изучено и объяснено в рамках ортодоксальной теории, а именно: молекулярную эволюцию, роль фенотипа в генетической изменчивости, эволюцию популяционных и экосистемных показателей. Сами по себе цели, преследуемые этими авторами, заслуживают, как нам представляется, пристального внимания и поддержки со стороны других эволюционистов. Однако надо отметить, что они преуспели в разной степени. Наряду с такими хорошо продуманными доктринами, как концепция стабилизирующего отбора и теория нейтральности, существуют и весьма спорные, например, понятие о групповом отборе. С учетом нашей точки зрения на способы эволюции становится ясно, что ни одному из указанных механизмов нельзя отдать предпочтение перед остальными. В эволюции участвуют и дрейф молекулярных замен, и внутренний, дарвиновский, популяционный (групповой), а также биоценотический („видовой“) отборы, однако они не исключают друг друга, а действуют сообща, дополняя один другой. Поэтому наилучшим решением было бы построение общей модели с указанием места каждого из этих механизмов в процессе генетической адаптации. Конечно, можно было бы воспользоваться доктринами указанных авторов, однако сделать это нелегко хотя бы потому, что каждый из них пользовался своей, удобной для него методологией и специфическим языком. Более легким путем, видимо, был бы дедуктивный метод, построение собственной системы общих принципов, из которой затем можно получить нужные результаты.

Такой более общей теорией могли бы послужить наши принципы функционирования, которые и привели нас к понятию каскадного отбора. По отношению к отмеченным доктринам других авторов это понятие представляет собой собирательную, синтетическую модель, в рамках которой все они выступают как частные случаи. С некоторыми оговорками можно принять, что генетический дрейф молекулярных замен, внутренний отбор в понимании Уайта, Ридла и др., групповой и видовой отборы выступают как отдельные этапы, ступени в едином процессе реализации новой генетической информации, которые были смоделированы нами при помощи понятия каскадного отбора. Скажем, внутренним отбором можно считать все функциональные ограничения, накладываемые клеточными и надклеточными механизмами управления на поле потенциальных возможностей (см. также разд. 3.4.4). Групповой (популяционный) отбор работает на поддержание и повышение приспособленности группы, а заодно и отдельных особей. Биоценотический отбор, работающий посредством взаимодействия видов, поддерживает и увеличивает приспособленность ценоза. То, что С. Стэнли называет видовым отбором, имеет много общего именно с биоценотическим отбором. Под его контролем находятся все макроэволюционные события и, в первую очередь, смена видов-доминантов в ходе эволюции, полное вытеснение одних видов другими, более приспособленными, а также видообразование (кладогенез). Кстати, нашему пониманию биоценотического отбора ближе не столько взгляды самого Стэнли, сколько высказывания целого ряда других исследователей (И. И. Шмальгаузена, В. Бока, Б. Б. Родендорфа, В. В. Жерихина, А. П. Расницына и др. - см. разд. 6.1) .

В литературе по эволюционной биологии и раньше бытовали представления, в общих чертах напоминающие наше понятие о каскадном отборе. Среди них хочется выделить идеи, высказанные Н. В. Тимофеевым-Ресовским, Н. Н. Воронцовым и А. В. Яблоковым (1977).

Согласно их точке зрения, мутация сперва должна пройти внутригеномную коадаптацию, затем проверку в ходе взаимодействия особей внутри популяции, популяций внутри вида и видов в системе биоценоза. При этом одни адаптации становятся адаптациями общего значения, в то время как другие остаются частными, „обеспечивая аллогенез организмов на невысоких ступенях иерархической лестницы" (с. 162). Поэтому есть смысл «говорить об адаптациях на уровне генотипической среды (когда речь идет о взаимной слаженности и приспособленности отдельных элементов внутри целостного генотипа), об адаптациях, связанных с воздействием особей внутри популяции, о приспособлениях, связанных с взаимодействием разных видов в ценозе, наконец, о приспособлениях, связанных с абиотическими факторами среды» (с. 163). Как видно, эти авторы тоже применяют иерархический подход к описанию процесса реализации новой генетической информации, хотя полученные ими выводы несколько отличаются от наших и носят более абстрактный характер.

Наше понятие каскадного отбора соотносится с дарвиновской теорией естественного отбора следующим образом. Когда мутация приводит к гибели особи-носителя или к падению вероятности успешной репродукции, то причиной спада приспособленности (в дарвиновском понимании этого термина), согласно схеме каскадного отбора, могут быть: 1) непригодность мутантного признака в качестве коадаптивного компонента клетки или особи; 2) пониженная способность мутанта образовывать эффективные брачные пары; 3) непригодность его в роли члена сообщества действующей группы особей того же вида; 4) недостаточная сопротивляемость давлению со стороны ресурсов, хищников, паразитов, болезнетворных микробов, конкурентов, неблагоприятных физических условий; 5) непригодность в роли элемента биоценоза как определенным образом организованной системы. Отсюда становится ясно, что успешность выживания и репродукции особи зависит не только от ее селфинговой мощности, но и от вклада в приспособленность популяции и ценоза. Так что если естественный отбор рассматривать как дифференциальный успех при выживании и репродукции, не учитывая причин, порождающих этот феномен, то придется признать, что данное понятие является тавтологичным и чересчур расплывчатым. Дарвин, однако, выявил внутренний механизм отбора, а именно, явление борьбы за существование (четвертый фактор в нашем списке) и половой отбор (второй фактор). Полагаем, что к этому списку факторов целесообразно добавить по крайней мере остальные три из указанных нами. Кроме того, даже по чисто внешним проявлениям отбор нельзя свести только лишь к дифференциальному выживанию и репродукции особей. Когда вредный аллель становится рецессивным (или нейтральным) благодаря компенсаторным механизмам, то это тоже отбор, если под данным термином понимать избирательное ограничение изменчивости функциональных показателей. Неразумно, думается, закрывать глаза на возможность не только изменения частот отдельных морф в ходе микроэволюции, но и на смену видоводоминантов, а также кладогенез и полное вытеснение одних видов другими.

Безусловно, некоторые признаки биосистем могут быть с известным успехом объяснены при помощи дарвинизма и СТЭ, но существуют свойства, в частности, целостные характеристики популяций и экосистем, эволюция которых, по нашему глубокому убеждению, станет понятной только с привлечением других, дополняющих ортодоксальную теорию точек зрения.

Между ортодоксальными представлениями и нашей моделью эволюционного развития существуют некоторые весьма существенные различия. Во-первых, отбор мы понимаем более широко — как избирательное ограничение поля возможностей, и он проявляет себя не только в дифференциальной гибели и репродукции особей. Во-вторых, в качестве точки приложения отбора у нас выступают не столько сами структуры, сколько функции, кинетические параметры биосистем. Эволюционируют не организмы или виды, и тем более не генотипы или генофонды — эти структуры отбираются вслед за своими функциями. Как нам представляется, только таким путем можно непротиворечивым образом вписать теорию эволюции в общепринятую физическую картину мира.

6.3. Магистральные направления эволюционного развития

У нас нет возможности основательно, в свете концепции каскадного отбора, обсудить все проблемы, стоящие перед сегодняшней эволюционной биологией, тем не менее хотелось бы вкратце остановиться на некоторых наиболее важных моментах.

Выше была высказана мысль, что эволюция сопровождается повышением приспособленности биосистем, понимаемой как эффективность функционирования. Применительно к экосистемному уровню это означает, что суммарная биомасса ценозов и биосферы в целом возрастала в ходе эволюции. Это происходило благодаря „растеканию” жизни (экстенсивный рост), а также увеличению эффективности ассимиляции и (или) продукции (интенсивный рост). Этот вывод находит подкрепление у некоторых авторов (Воинственский, 1978; Wicken, 1980). Если предположить, что это и на самом деле так, что на данном этапе представляется гипотетичным, то на основании положения о жизни как о функциональной иерархии мы можем получить другой, не менее важный вывод: эволюция отдельных видов тоже идет в таком же направлении. Функциональная зависимость видов от сообщества делает зависимой и эволюцию этих двух структурных уровней. Более того, надо думать, что данное требование — всеми способами увеличивать собственную биомассу — относится ко всем уровням вплоть до клеточного и накладывает отпечаток на их эволюцию. Отбором подхватываются те особи, клетки и молекулы, которые более эффективны в поглощении и распределении энергии. Это позволяет организмам успешно пережить период острого дефицита ресурсов и поддерживать повышенную стационарную биомассу тогда, когда этот дефицит становится умеренным. Итак, есть основание полагать, что эволюция органического мира шла как в сторону увеличения общей биомассы живых тел, так и в направлении все более экономно функционирующих особей. На справедливость второй части этого заключения указывает, в частности, тот широко известный факт, что интенсивность обмена R/V (темпы обмена в расчете на единицу биомассы тела) в целом ниже у более молодых в эволюционном отношении видов. Эта закономерность связана, видимо, с наблюдавшимся в ходе эволюции ростом массы тела, причем этот рост был более быстрым, чем рост темпов обмена. Эта особенность высокоорганизованных видов делает их, естественно, более эффективными в перераспределении поглощенной энергии. С точки зрения приспособленности особей и видов не менее важна эффективность репродукции, которая, как мы понимаем, тем выше, чем больше соотношение r/b (при $r \neq 0$) и меньше b и d (при $r = 0$), где r — мальтузианский параметр, b — рождаемость, d — смертность (см. с. 171). Как хорошо известно, более высокоорганизованные существа действительно имеют пониженную рождаемость и смертность, что хорошо согласуется с нашей моделью. Понять этот факт исходя из СТЭ трудно, ибо из нее вроде бы следует, что отбор благоприятствует если не высокой плодовитости, то по крайней мере высокому r . Нам же представляется, что r -отбор является в эволюции скорее исключением, чем правилом. Мы отдаем предпочтение K -отбору, работающему на увеличение эффективности воспроизводства, а не на его темпы. Данная тенденция ($r/b > \text{тах}$) в эволюции органических форм была подмечена и предложена на роль главного критерия прогресса К. М. Завадским (1968).

В противовес доводам в пользу предположения о росте в ходе эволюции эффективности функционирования может быть приведена ссылка на то, что у теплокровных животных, которые считаются более высокоорганизованными, соотношение R/V выше, чем у пойкилотермных, при той же массе тела. На это можно ответить следующим образом. Индивидуальная приспособленность зависит не только от эффективности превращения энергии в биомассу собственного тела, но и от эффективности репродукции. Снижение одного компонента приспособленности может быть с избытком компенсировано ростом другого. В результате суммарная приспособленность остается неизменной или повышается. Такое, видимо, и случилось при эволюции птиц и млекопитающих. Этот вопрос, однако, требует более глубокого анализа.

Согласно нашим принципам функционирования, вытеснение характерно лишь для селфинга,

в то время как координацией поощряется специализация и интеграция структур (см. с. 137). Причем, как мы полагаем, специализация на всех структурных уровнях повышает эффективность функционирования биосистем, а заодно, согласно определению, и их приспособленность. Это утверждение ведет к предположению, что эволюция должна сопровождаться прогрессирующей специализацией с последующей интеграцией. Такая тенденция и в самом деле наблюдается в ходе эволюции на каждом из структурных уровней. Положительное влияние специализации на приспособленность было подмечено еще в прошлом веке Ч. Дарвином и А. Мильн-Эдвардсом. В частности, Дарвин (1939, с. 353) писал: „Преимущества, доставляемые обитателям данной страны разнообразием их строения, в сущности те же, которые доставляются индивидуальному организму физиологическим разделением труда между различными его органами...” Эта мысль была поддержана многими эволюционистами нашего времени и среди них таким крупным специалистом, как И. И. Шмальгаузен.

Если за количественную меру специализации видов считать их число на данной территории, то оно, видимо, и в самом деле росло в ходе эволюции (Simpson, 1969). Вполне возможно, что лучшим ответом на вопрос „почему происходит кладогенез?” будет признан следующий: потому что специализация видов повышает приспособленность сообществ. И тут нет никакой телеологии, ибо кладогенез только инициируется конкуренцией особей, а направляется биоценозом.

С этим вопросом тесно связан и другой, а именно, проблема увеличения сложности организации в ходе эволюции. Наше мнение таково, что сложность и степень специализации — величины во многом близкие, поэтому, не вдаваясь в более глубокое обсуждение этих довольно сложных проблем, хотим лишь заметить, что они, как нам кажется, сравнительно легко могут быть решены с привлечением термодинамического и системного подходов. Таким образом, предполагается, что развитие живого мира шло главным образом в направлении все более высокой способности аккумулировать энергию, а заодно — и большего разнообразия структур.

6.4. Роль селфинговых признаков в появлении принципиальных новшеств

Принцип функциональной иерархии был ослаблен нами путем введения понятия о селфинге. Поэтому ясно, что в той мере, в какой в биосистемах наблюдается несовпадение векторов координации, возможна и независимость в эволюции смежных уровней иерархии. Поскольку с наибольшей силой селфинг проявляет себя на надорганизменных уровнях, можно ожидать, что эволюция видов и особей в значительно меньшей по сравнению с другими типами биосистем степени направляется смежным более высоким уровнем. Поэтому вполне вероятно накопление в допороговых для популяционных и ценологических механизмов управления зонах большого количества вредных для этих уровней признаков. Рано или поздно это может привести к высвобождению того или иного вида из-под контроля биоценологических механизмов, в результате будет наблюдаться взрыв численности особей этого вида. Конечно, ни один вид не может жить изолированно от остальной части ценоза, поэтому каждый такой взрыв должен непременно гаситься благодаря образованию отрицательной обратной связи. Тем не менее стационарное состояние, к которому приходит вся система после такого рода „экологического кризиса”, вряд ли будет прежним. Более вероятны адаптивные перестройки во всем сообществе, коадаптация за счет генетических и негенетических механизмов.

С этих позиций, как нам кажется, легче объяснить возникновение при эволюции таких принципиальных новшеств (ароморфозов по А. Н. Северцову), как фотосинтетический аппарат у растений, половой процесс, внутреннее оплодотворение, гомойотермия и др. От них выигрывали прежде всего сами организмы-носители. На первых порах они, скорее всего, были даже вредны для сообщества и по мере того, как численность носителей становилась все больше, необходимость в коадаптации проявлялась с возрастающей силой. И только после того, как в ценозе происходили соответствующие перестройки, экосистема снова

возвращалась к состоянию сравнительного покоя. С этого момента векторы координации опять приходили к наибольшему соответствию.

Для большей наглядности приведем следующий гипотетический пример. Логично полагать, что было время, когда на Земле отсутствовали древесные растения, в составе которых имеется лигнин — особо стойкое органическое вещество. С появлением этого соединения у некоторых наземных растений последние получили преимущество в конкуренции за свет и, возможно, биогены. Они начали интенсивно размножаться, вытесняя многие травянистые организмы. Однако сравнительно скоро возникла критическая ситуация: лигнин накапливался в почве в виде мертвой древесины, ибо не было организмов, которые могли его разлагать. Биогеохимический цикл стал незамкнутым, что грозило гибелью самих же растений из-за нехватки биогенов и ухудшения эдафических условий. Создалась отрицательная обратная связь, и древесные растения, скорее всего, исчезли бы, однако за это время успели появиться штаммы грибов, разлагающие лигнин. Появление этого вещества в почве создало для грибов добавочное направление отбора, которое до этого не существовало. Любая, даже самая ничтожная лигнин-расщепляющая активность стала поощряться отбором, пока, наконец, не возникли полноценные формы, которые и восстановили нарушенный цикл. Надо думать, что такая активность неоднократно возникала у грибов и раньше, но до момента появления в среде лигнина она не давала им никаких преимуществ, а скорее, наоборот, была вредной. Удачная генетическая вариация позволила штаммам-носителям уйти от конкуренции со своими сородичами. Собственно говоря, они не преследовали иных „целей“) кроме своих собственных, но благодаря направляющему действию межвидовых отношений, выступающих в роли координационных ограничений, автоматически способствовали коадаптации и стабилизации всего сообщества.

Таких и еще более значительных катастроф, вызванных появлением принципиальных новшеств, в эволюции экосистем, видимо, было много. Последнюю из них мы переживаем сейчас в связи с экспансией человека. Данный этап во взаимоотношениях человека с природой следует рассматривать как фазу селфинга, переходящую в фазу вынужденной или произвольной коадаптации общества с остальной частью биосферы.

6.5. Биоценотические ограничения и адаптивная радиация

Отличительная черта нашей модели эволюции состоит в том, что в ней предусмотрена эволюция не только признаков особей, но и постепенное изменение показателей, характеризующих популяции и биоценозы как целое. Иными словами, предполагается, что популяции и сообщества постоянно, в течение многих миллионов лет выбирали такие сочетания и способы соединения компонентов в систему, которые были наилучшими с точки зрения приспособленности этих структурных уровней. На наш взгляд, в пользу этой мысли говорят, в частности, факты существования у ценозов Земли функциональной конвергенции. Исследования, проведенные под эгидой Международной биологической программы, показали, что даже географически удаленные экосистемы имеют одни и те же функциональные группы организмов, соединенных между собой удивительно схожим образом. Поразительное сходство выявляется обычно и при сравнении энергетических пирамид. Кстати, именно этими обстоятельствами и объясняется появление в экологии концепции экосистемы как некой структуры с более или менее универсальными чертами организации. При отсутствии этих универсальных свойств пришлось бы довольствоваться более частными доктринами.

Конвергенция проявляется и на уровне отдельных ниш и видов: одни и те же ниши в разных экосистемах обычно оказываются заняты функциональными эквивалентами, между которыми подчас существуют большие различия в систематическом положении. Все это тем более удивительно, что во время эволюции образовались и вымерли миллиарды видов, в каждом из сравниваемых ценозов в течение миллионов лет происходил во многом случайный мутационный и половой процесс, каждое местообитание отличалось своими климатическими и эдафическими условиями, которые к тому же менялись во времени. И то

обстоятельство, что на фоне такой игры случая экосистемы сохранили единую структуру, не может не указывать на наличие у ценозов неких организационных принципов. Мы расцениваем эти факты как указание на наличие у ценозов весьма ограниченного числа стабильных траекторий поведения, и роль ограничивающего, направляющего фактора здесь играют биоценотические способы координации.

Чтобы показать, насколько сильна может быть тяга сообщества к более стабильной организации, приведем пример, взятый из работы Шмальгаузена (1968, с. 100, 191, 374). По данным Уорthingтона (E. V. Worthington), в африканском озере Виктория, где в не столь далеком по эволюционным масштабам прошлом отсутствовали обычные для других озер крупные хищники, рыбы рода *Naplochromys* в результате адаптивной радиации дали начало множеству эндемичных видов, начиная с рыб с маленькими ртами и маленькими волосовидными зубами, питающихся планктоном, и кончая рыбами с большими ртами и зубами, питающимися другими рыбами. Промежуточные виды специализировались на питании моллюсками и приобрели зубы с плоскими дробящими коронками. Представители одного рода овладели экологическими нишами, которые обычно занимают виды, принадлежащие по меньшей мере к разным семействам. По словам Шмальгаузена, сходная по масштабам радиация наблюдалась у бычков оз. Байкала. Он дает следующий комментарий этим фактам: „Этой радиации форм явно способствовало свободное размножение и интенсивная конкуренция, как один из важнейших факторов дарвиновского расхождения признаков" (там же, с. 374). Мы смотрим на это несколько по-иному. Скорее всего, конкуренция выступает как первопричина дивергенции органических форм. Однако конкуренция лишь стимулирует расщепление исходных видов, направление же дивергенции задается координационными ограничениями „сверху". Не приняв это во внимание, трудно понять, почему адаптивная радиация породила именно данный, а не какой-либо иной набор видов. Ведь ничего подобного не наблюдалось с теми же видами в рядом находящемся водоемах. Видимо, биоценозом поощрялись главным образом те из многочисленных вариаций видовых признаков, которые способствовали возвращению его организации к „норме".

6.6. Судьба „лишних" признаков

Еще одно замечание касается тех случаев, когда в результате стойких изменений во внешней среде некоторые признаки особей становятся лишними. Классический пример такой ситуации — рыбы, поселяющиеся в подземных водоемах, когда глаза становятся ненужными. В сходной ситуации оказались одомашниваемые животные и культурные растения — в новой для них обстановке многие признаки, необходимые для жизни в дикой природе, потеряли свое адаптивное значение. Это касается и самого человека. По подсчетам Н. К. Кольцова (1924), интенсивность отбора в человеческих популяциях за время развития цивилизации снизилась во много раз. Наиболее значительное падение силы отбора отмечается по таким свойствам человеческого организма, как устойчивость к холоду и инфекционным заболеваниям, физическая сила, скорость бега, качество зубов, острота зрения и т. д. Известно и то) что обычно ставшие ненужными признаки полностью теряются или переключаются на другие функции. Однако неясно, каков механизм такой эволюции. Ламаркизму, конечно, тут не должно быть места, но и ортодоксальная теория не нашла пока подходящего объяснения этому феномену. Попробуем привлечь для этих целей нашу концепцию эволюции. Отбор выступает у нас в роли фактора, превращающего хаос генетической изменчивости в сравнительный порядок фенотипической эволюции. А если интересующий нас признак вовсе не будет испытывать функциональных ограничений или они будут ослаблены, то, скорее всего, этот признак станет нейтральным или близким к нейтральному. В результате отсутствия контроля со стороны координационных механизмов генетическая изменчивость в пределах генов, кодирующих этот признак, станет неконтролируемой. Будет иметь место дестабилизирующий мутагенез, и через некоторое число поколений эти гены могут измениться до неузнаваемости. Кстати, вывод об

убыстрении эволюции при ослаблении функциональных ограничений следует и из теории М. Кимуры (см. с. 199), хотя он, насколько нам известно, и не обсуждал судьбы „лишних“ признаков. Примечательно то, что такая эволюция (если вообще тут уместно употребление этого термина) может идти сравнительно быстро, насколько позволяют мутагенез и дрейф генов. Во всяком случае существует весьма обоснованный повод думать, что человек с удивительной для эволюционных масштабов быстротой теряет многие гены, отбор по которым сильно ослаблен из-за комфортных условий, которые создало для него развитие медицины, гигиены, техники. Накапливаются данные, подтверждающие эту точку зрения (Vogel, 1983).

ВЫВОДЫ

1. Со времен Дарвина эволюционная биология обогатилась не только представлениями генетиков, но и другими концепциями, которые стоят несколько в стороне как от собственно дарвинизма, так и от СТЭ. Среди них важнейшими являются: учение о стабилизирующем отборе; гипотеза фенотипических ограничений, налагаемых на генетическую изменчивость; теория нейтральной эволюции; гипотеза группового отбора и взаимного альтруизма; понятие о видовом отборе и биоценотических ограничениях.

2. Признавая полезность актуалистического подхода к решению проблем эволюции, впервые с успехом примененного Дарвином, мы тем не менее полагаем, что разработанная им же теория функционирования биосистем не полностью отвечает требованиям сегодняшнего дня. Во-первых, особи не только конкурируют и «борются», но являются и взаимозависимыми, а суборганизменные структуры не только взаимозависимы, но и вовлечены, вопреки мнению Дарвина, в «борьбу». Кроме того, в дарвинизме, да и в СТЭ, отсутствует четкое представление о физической природе функционирования и функциях приспособленности, т. е. о тех параметрах, которые подвергаются максимизации или минимизации при функционировании и в ходе эволюции.

3. С учетом этого нами составлена новая схема функциональных отношений (гл. 4), которая затем была применена, как того требует актуалистический подход, для качественно-эвристического моделирования эволюционного развития. В результате мы пришли к гипотезе каскадного отбора, которая, как представляется, существенно дополняет ортодоксальную теорию. Основные положения (а вернее — следствия, вытекающие из принципов функционирования), составляющие суть нашей модели, следующие:

— Поле потенциальных возможностей для биосистем, задаваемое мутациями и рекомбинациями, избирательным образом ограничивается клеточными, надклеточными, организменными, популяционными и биоценотическими механизмами координации, а также, опосредованно, абиотической средой. Эти ограничения и выступают в роли естественного отбора. Его действие, таким образом, сводится к превращению ненаправленной генетической изменчивости, поступающей на вход биосистем, в куда более направленное поведение на выходе.

— Реализация новой генетической информации — это многоступенчатый процесс, начинающийся с этапа коадаптации новообразованных генных продуктов в пределах отдельной клетки и особи, и только затем — популяции и ценоза. То есть измененные генные продукты сначала должны пройти проверку на их пригодность в качестве компонента клеточной приспособленности, затем, в случае успеха, — индивидуальной приспособленности и так далее до приспособленности биоценоза как целого. При этом на каждом из уровней наблюдаются: 1) самоусиление признака за счет мультипликации генного продукта или структуры-носителя; 2) превышение порога смежного более высокого уровня и 3) координационная переоценка. При переоценке возможна стабилизация активности, перевод продукта обратно в допороговую зону или подхват его с перспективой дальнейшего усиления. Вне зависимости от исхода переоценка на данном уровне всегда сопровождается адаптивными переходами, в которые могут быть вовлечены предсуществовавшие надпороговые и допороговые функции («мобилизационный резерв»).

—Эволюционируют не только признаки особей, но и показатели, характеризующие функциональные качества популяций и ценозов как целых.

— При генетической адаптации к изменившейся абиотической среде, как и в случае негенетических перестроек, образуются два „центра притяжения“, вынуждающие структуры эволюционировать в сторону устойчивости к внешнему фактору, не потеряв при этом коадаптивных качеств.

—Биосистемами подхватываются те генетические вариации, которые увеличивают их приспособленность, измеряемую эффективностью функционирования, а в конечном итоге — стационарной биомассой. На этом основании можно предсказать, что суммарная биомасса ценозов и биосферы в целом должна была в ходе эволюции расти как за счет „растекания“ жизни, так и благодаря увеличению эффективности утилизации энергии *in situ*. Такая же в принципе тенденция характерна и для более низких этажей иерархии.

— Эволюция идет в сторону повышения эффективности функционирования, однако, поскольку эффективность находится в положительной связи со степенью специализации (да, по-видимому, и со степенью сложности), она тоже должна увеличиваться, причем опять же эта тенденция, скорее всего, характерна для всех типов биосистем.

4. С некоторыми оговорками можно принять, что генетический дрейф молекулярных замен (в понимании Кимуры), внутренние, или фенотипические, ограничения (как их понимают Шмальгаузен, Уайт, Ридл, Альберч и др.), индивидуальный, половой и групповой отборы, а также биоценотические ограничения, описанные Шмальгаузенем, Боком, Родендорфом и др., выступают как частные случаи, ступени каскадного отбора. Особенность нашей схемы, однако, состоит не только в ее большей общности, но и в том, что в ней отбор выступает в виде ограничений, к тому же точкой приложения отбора у нас являются не столько структуры, сколько функции, кинетические параметры биосистем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данная монография, как нам кажется, является достаточно многоплановой, и читателю, возможно, было нелегко следить за главной линией в рассуждениях автора, тем более что порой делались небольшие отступления от узловой темы. Так что есть смысл вкратце восстановить в памяти основополагающие идеи книги.

В первой главе мы обсудили вопрос о том, каким образом можно усовершенствовать практику построения теоретической биологии. По нашему мнению, „проклятие сложности“, преследовавшее многие поколения биологов, может быть снято только при использовании новых, более совершенных приемов логического анализа и синтеза: ведь сложность реального мира относительна, это мера соответствия, а еще вернее — несоответствия методов естествознания объекту его изучения. На роль одной из составных частей будущей специфически биологической методологии было предложено понятие условно полного причинного объяснения, согласно которому построение единой общебиологической теории рекомендуется начинать с принципов организации и функционирования биосистем, после чего их необходимо включить в состав эксплананса объяснений процессов развития. Внимательный анализ „Происхождения видов“ показывает, что сходный этому методологический прием был применен еще Ч. Дарвином при создании им теории естественного отбора, хотя, возможно, сам автор и не отдавал себе полного отчета в том, какой методологией он пользовался.

Его концепция борьбы за существование в явном виде содержит тезис о характере отношений между особями одного и того же и разных видов, а также между ними и физическим окружением, и в неявном виде — о характере отношений на суборганизменных уровнях. Так что Дарвина можно рассматривать как автора первой научной доктрины организации биосистем. При этом данная схема организационных отношений легла в основу его теории эволюции.

Хотя методологические приемы Дарвина следует и признать чрезвычайно удачными, в конкретно-содержательном плане понятие борьбы за существование требует критического

осмысления. Так что если уж возникает надобность в ревизии и дополнении дарвинизма, то лучше всего начать с обзора новейшего эмпирического материала, касающегося характера отношений типа «часть—часть» и «часть—целое» на разных уровнях структурной иерархии. Такой анализ мы провели в третьей главе и пришли к выводу, что особи одного и того же и разных видов не только „борются“, но и проявляют взаимозависимость. В многоклеточном же организме мы не нашли той идеальной гармонии и согласованности работы частей, которая подразумевалась многими биологами еще несколько десятилетий тому назад. Клеточные и надклеточные механизмы управления оказались «подтекающими», они следят в основном за крупными сдвигами во внешней и внутренней среде и не реагируют на мелкие изменения.

Для придания этим выводам более строгого вида нами определены шесть постулатов, касающихся разных сторон функционирования биосистем: 1) координации, 2) управленческой иерархии; 3) пороговости механизмов управления; 4) селфинга, или рассогласованности векторов координации, осуществляемой разными структурными уровнями; 5) максимизации биомассы и эффективности функционирования и 6) положительной зависимости между эффективностью функционирования и степенью специализации. В совокупности эти принципы, или постулаты, привели нас к версии о жизни как функциональной и управленческой иерархии, ослабленной пороговостью механизмов управления и рассогласованностью векторов координации (см. рис. 6 и 7 на с. 123).

Далее, как того требовала принятая нами методология, эта схема функциональных отношений была применена в целях построения моделей адаптивных перестроек. Данную область биологии можно назвать общей теорией адаптации. Она понимается как система знаний, которая должна дать ответы на следующие вопросы: в какой мере выражена способность живых структур на ухудшение среды обитания отвечать приспособительными реакциями? какие механизмы адаптации имеются в живом мире и как они соотносятся друг с другом? какие параметры биосистем могут служить в качестве меры приспособленности? В данном контексте адаптация понимается как процесс приспособления, который ведет хотя бы к частичному восстановлению и сохранению жизнеспособности, а также к подгонке оптимумов под условия среды. Под оптимальным подразумевается состояние биосистемы, для которого характерна максимальная при данных структурных ограничениях эффективность превращения поступающей энергии в собственную биомассу. Согласно нашим взглядам, как эволюция, так и процессы негенетической адаптации сопровождаются восстановлением и дальнейшим ростом биоэнергетической эффективности. Эта общность и делает возможным построение общей теории адаптации.

Главными способами приспособления к меняющейся среде являются: организменные механизмы адаптации (биохимические и физиологические перестройки), перестройки на уровне популяции (дифференциальная репродукция предсуществующих морф) и биоценоза (смена видов-доминантов), а также генетические перестройки, или эволюция. С учетом этого становится ясно, что в наиболее общем плане адаптация биосистем к изменчивой среде становится возможной благодаря структурному и функциональному разнообразию молекул и клеток в пределах особи, особей — в пределах популяции, видов — в масштабах ценоза, а также благодаря генетической изменчивости.

Адаптивные перестройки осуществляются следующим образом. Изменение условий обитания приводит к переоценке имеющегося набора функций: одни структуры теряют оптимум, другие его приобретают. Активность приобретших оптимум структур усиливается, а потерявших его — подавляется. В результате во временном сечении биоценоза наблюдаются адаптивные переходы из допороговых зон в надпороговые, и обратно (см. рис. 13 на с. 178). При этом меняется главным образом качественный состав зон, а их объемы остаются сравнительно постоянными. Эти переходы осуществляются под контролем соответствующих управляющих механизмов.

Усиление активности и превышение порогов достигается благодаря: 1) транскрипции и трансляции, 2) митозу клеток — носителей данной функции, 3) увеличению частоты

соответствующей морфы в популяции за счет избирательной репродукции особей, 4) росту абсолютной численности особей в популяции, а также 5) расо- и видообразованию.

С учетом этого становятся понятными условия, определяющие приспособляемость биосистем. Приспособляемость, понимаемая как диапазон изменчивости внешних условий, в пределах которого -живые структуры сохраняют устойчивость и способность к адекватным ответам, определяется главным образом объемом допороговых зон, которые можно считать хранилищами резервных функций. Согласно принципам управленческой иерархии и пороговости механизмов управления, наиболее объемными допороговые зоны должны быть у верхних структурных уровней, кинетические показатели этих уровней поэтому являются наиболее защищенными от всякого рода возмущений. Приспособляемость, понимаемая как темпы приспособления, наоборот, наиболее высока у организменных механизмов адаптации. Наиболее медлительными механизмами являются смена видов-доминантов и генетические перестройки. Приспособительные механизмы более низких структурных уровней, как и соответствующие механизмы управления, входят в состав механизмов более высоких уровней в качестве подсистемных, являясь при этом «линиями обороны» и средствами для более тонкой подгонки оптимумов. Это означает к тому же, что когда идет, скажем, смена видов-доминантов, то она, как правило, сопровождается также избирательной репродукцией морф, присутствующих в этих видах, а также физиологической адаптацией. Ввиду иерархичности порогов становится очевидным также, что при постепенном ухудшении среды обитания первыми должны включаться клеточные и над клеточные механизмы управления и адаптации, затем — популяционные, биоценотические и, наконец, — генетические (см. рис. 16 на с. 188).

Вопросам генетической адаптации, или эволюции, отведена последняя глава. В ней излагается концепция каскадного отбора, полученная с использованием тех же шести принципов организации и функционирования биосистем, которые были названы выше. Кроме того, мы воспользовались также некоторыми вспомогательными положениями, в частности, принципами изменчивости и наследования, первоначально сформулированными Дарвином и детализированными позже генетиками. Суть концепции каскадного отбора сводится к следующему. Клеточные, надклеточные, популяционные и биоценотические механизмы координации, работающие посредством взаимодействия структур-носителей, а также абиотическая среда избирательным образом ограничивают поле потенциальных возможностей, задаваемое мутациями и рекомбинациями. Избирательность ограничений проявляется в том, что отбираются те изменения, которые повышают эффективность превращения поступающей на вход биосистем энергии в собственную биомассу. Эти ограничения и выступают в роли естественного отбора, они превращают ненаправленную генетическую изменчивость в куда более направленное изменение кинетических параметров биосистем. Причем для того, чтобы ограничения изменчивости имели место, «борьба за существование» вовсе не обязательна, ограничения присутствуют в случае наличия как отрицательных, так и положительных отношений между особями или структурами другого ранга. Просто при отрицательных взаимоотношениях отбираются признаки, полезные лишь для отдельных компонентов системы, в то время как при наличии положительных связей отбор идет на коадаптацию структур в пределах целого.

Ново появившаяся генетическая информация должна сперва усилиться, чтобы пройти через ограничительные механизмы. Усиление и перешагивание соответствующих порогов опять же возможно благодаря транскрипции, трансляции, митозу клеток-носителей, репродукции особей, несущих данное новообразование, а также путем расо- и видообразования. По ходу усиления измененные генные продукты сначала проходят проверку на их пригодность в качестве компонента клеточной приспособленности, затем, в случае успеха, — индивидуальной приспособленности и так далее до приспособленности биоценоза как целого. На каждом из этих структурных уровней имеются специфические ограничения, тем более что векторы координации у смежных уровней рассогласованы. В результате новообразование может оказаться пригодным для компонента, но не для системы — в этом

случае оно застрянет" в допороговой для системы зоне (см. рис. 18 на с. 232).

Отличительной чертой нашей схемы механизмов эволюции является то, что в ней предусмотрено направленное изменение не только признаков особей, но и показателей, характеризующих популяции, а также биоценозы как целостные системы. Кроме того, согласно нашей точке зрения, отбираются и эволюционируют не структуры, а функции, кинетические параметры биосистем. Прогресс в эволюции состоит в растекании жизни и увеличении эффективности функционирования *in situ*.

Понятие каскадного отбора является синтетическим, оно способно, видимо, объединить в себе представления о нейтральной эволюции, онтогенетических ограничениях, о внутреннем, индивидуальном (дарвиновском), половом, групповом и видовом отборах, биоценологических ограничениях. Дарвиновская теория естественного отбора при этом не отвергается, она выглядит лишь более частной по отношению к понятию каскадного отбора и может быть в случае надобности легко выведена из последнего. В таких же отношениях находится дарвиновская доктрина борьбы за существование с нашими принципами функционирования биосистем. Это и неудивительно, ибо как Дарвин, так и мы в основу представлений о механизмах развития положили принципы функционирования.

Настоящую монографию можно рассматривать с конкретно-содержательных и методологических позиций. В конкретно-содержательном плане основными положениями следует считать понятия о координации и пороговости механизмов управления, а также утверждение о постоянном стремлении биосистем к увеличению эффективности функционирования. Первые два привели нас к картине, изображенной на рис. 7, которая затем была дополнена понятием об адаптивных переходах (рис. 13). Так была получена качественно-эвристическая модель, при помощи которой мы попытались дать предварительные ответы на вопросы, касающиеся разных сторон феномена приспособляемости. В то время как принципы координации и пороговости позволили составить представление о том, как осуществляется приспособление к среде, утверждение о максимизации эффективности обеспечило нас средством прогноза промежуточных и конечных эффектов разного рода процессов самоорганизации, указав на то, в каком направлении продвигается живое при самопроизвольном развитии. Тут мы имеем дело, с одной стороны, с механизмами приспособления, а с другой — с природой ограничивающих условий, направляющих развитие живых структур. Знание и того и другого, думается, необходимо для составления строго научного взгляда на функционирование и развитие биосистем.

Что касается методологии исследований, то она не вызывает у нас больших сомнений. Речь идет об идее, согласно которой биология развития должна строиться на основе принципов функционирования. И дело здесь не только в том, что этим подходом пользовался Ч. Дарвин — наиболее авторитетный биолог всех времен. Мы полагаем, что в случае, если удастся возродить интерес теоретиков к данной методологии, она непременно сыграет прямо-таки революционизирующую роль в деле создания единой общебиологической теории. Вполне допустимо, что принципы координации, пороговости и максимизации эффективности в будущем будут заменены другими, более подходящими, однако трудно представить себе путь к общебиологическому синтезу, берущий начало не в принципах функционирования биосистем. С учетом этого своей заслугой мы считаем не столько наши принципы функционирования — их нетрудно модифицировать под давлением неопровержимых фактов и стройных альтернативных теорий, — сколько то, что нам, думается, удалось сделать явной ту стратегию общебиологического синтеза, которая у Дарвина находилась под покровом идей конкретно-содержательного плана. И если к тому же нам удастся этой методологией заразить других биологов-теоретиков, побудить их к аналогичным попыткам, то это будет вполне достаточным вознаграждением за усилия, которые понадобились при работе над настоящей книгой.

Мы отдаем себе полный отчет в том, что при помощи нашей модели адаптивных перестроек не удалось описать все стороны феномена, который мы называем приспособляемостью.

Совершенно ясно, что многие важные вопросы, по своей проблематике относящиеся к общей теории адаптации, оказались вне рамок книги. Данная область биологии представляется нам настолько объемной и многоплановой, что при желании всего лишь перечислить вопросы, на которые общая теория адаптации признана дать ответы, понадобилось бы много страниц текста. К сожалению, значительная часть этих вопросов совершенно не изучена не то что теоретически, но и эмпирически.

Все-таки в будущее автор смотрит с оптимизмом, веря в возможность построения относительно полной теории адаптивности биосистем. Более того, есть все основания думать, что такая теория будет создана в течение ближайших десяти-двадцати лет. И не столь уж важно, какое место займут наши схемы в рамках будущей доктрины. Путь ученого чем-то напоминает судьбу заядлого альпиниста: чем труднее карабкаться вверх, тем больше простора открывается пылливому взгляду и тем острее чувство удовлетворения. Различие состоит главным образом в том, что ученому не всегда хватает мужества и сил спуститься с высоты одоленного пика вниз и начать все сначала, смутно веря в то, что где-то за горизонтом находятся еще более высокие и прекрасные вершины.