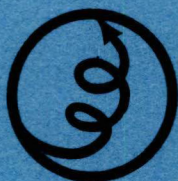




АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ



ТАРТУ 1988

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zooloogia ja Botaanika Instituut

EVOLUTSIOONIBIOLOOGIA AKTUAALSEID KÜSIMUSI

Academy of Sciences of the Estonian S.S.R.
Institute of Zoology and Botany

ACTUAL PROBLEMS OF EVOLUTIONARY BIOLOGY

Edited by Toomas Sutt

TARTU 1988

Академия наук Эстонской ССР

Институт зоологии и ботаники

АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Под редакцией Тоомаса Сутта

ТАРТУ 1988

Редакционная коллегия: Э. Пармasto (председатель), Т. Сутт
(зам. председателя), Т. Лойт, В. Маавара,
Р. Мянц

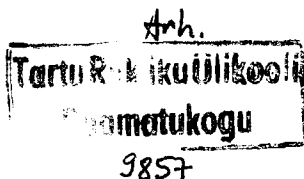
Ответственный редактор: Т. Сутт

Русский перевод и редактирование: Ю. Сарв

English translation by L. Hone and M. Roos

English redaction by M. Roos

Оформление рукописи для печати: Л. Жураковская и М. Роос



KUSTUTATUD

SAATEKS

Käesolev kogumik on põhiliselt koostatud ettekannetest, millega autorid esinesid KALJU PAAVERI 65. sünniaastapäevale pühendatud sümposionil Tartus 16. detsembril 1986.a.

K. Paaveri isiksuse unikaalsus Eesti bioloogia ajaloo ja nüüdisseisu taustal seisneb eelkõige tema loomingu mitmekülgsuses. K. Paaveri töödes moodustavad bioloogilise tunnetuse kolm erinevat tasandit — empiiriline, teoreetiline ja filosoofiline — harukordse terviku.

Loodusteaduse ja filosoofia suhted (seega siis ka neid suhteid kandvad teadlased) võivad olla väga erinevad - põhimõtteliselt kolme tüüpi. Esimene, tänapäeval mitte eriti arvukas rühm on natuurfilosoofid, kelle arutlused ei tugine vajalikul määral loodusteaduslikule ainesele: nende eesmärk on looduse keerukate nähtuste seletamine mõttespekulatsioonide abil. Teise, kõige suurema rühma moodustavad filosoofeerivad bioloogid, kelle teoreetiliste üldistuste ja filosoofiliste käsitluste aluseks on küll loodusteaduslikud faktid, mis aga ei pärine nende endi uurimistööst, vaid kirjandusest. Loomulikult on siin väga erineva tasemega uurijaid, kuid suur osa arvestatavatest tulemustest loodusteaduse filosoofia alal saadakse just sel teel. Ja lõpuks — kolmandat, kõige kõrgematasemelist ja seetõttu ka kõige väiksemat rühma esindavad need bioloogid, kes oma teoreetilistes ja filosoofilistes üldistustes tuginevad suurel määral omaenda, enamasti aastakümneid väldanud empiirilise ja süstemaatikaalase töö tulemustele. Siia kuuluvad näiteks sünteetilise evolutsiooniteooria loojad ja edendajad T. Dobzhansky, N. Timofejev-Ressovski, I. Schmalhausen, K. Zavadski, J. Huxley, B. Rensch, E. Mayr, G. Simpson jt. Sellesse rühma võime julgesti arvata ka K. Paaveri.

Oma elu viimastel aastatel töötas K. Paaver intensiivselt inimese olemuse ülikeeruka problemaatika kallal. Eesmärk oli kirjutada seeria esseesid, mis pidid käsitlema inimese kogu elukulgu: alfast (sigitamisest) — oomegani (surmani). Saatus tahtis teisiti ...

Loodusteadlasena ja filosoofina oli K. Paaver sügavalt veendunud, et oma elule saab mõtte ja tähenduse anda vaid iga inimene ise. Ent elu mõtestamisel, seda eriti meie kiiresti teiseenas ja vastuoludest pingestatud maailmas, vajame me kõik teiste inimeste toetust ja mõistmist. Selles osas oli ta ikka ja alati andja ning võrratult vähem tahtja ja võtja osas.

K. Paaveri evolutsionistliku maailmanägemise ja humanistliku inimesekäsituse olulisemad jooned tulevad küllalt selgelt esile lõpetamata essees, millest ta luges katkendi 16. detsembril 1981. aastal, kui sõbrad ja kolleegid olid kogunenud Baeri Majja tema 60. sünnipäeva tähistama (vt. "Eesti Loodus", 1985, nr. 5, lk. 328-330). Panime esseele pealkirjaks "Evolutsioon, inimene, eetika", kajastamaks neid tulipunkte, millele oli pühendatud K. Paaveri elu ja looming.

Oma töö ja saavutustega tõestas K. Paaver, et ka teoreetilises loodusteaduses võivad väikerahva esindajad jõuda maailmatasemele. Võib-olla soodustab teooria vallas seda asjaolu, et konkurents ei otsusta mitte niivõrd miljoneid maksivad keerukad aparaadid, kui võrd uusi ideid produtseeriv loominguline isiksus. Paljuski tänu akadeemik Kalju Paaveri töödele võime tõdeda, et meie rahvuskultuuri üks olulisi valdkondi — teoreetiline bioloogia — on mitte ainult tänapäeva tasemel, vaid suuteline rikastama ka maailmakultuuri.

Meie kohus on hoida saavutatud taset ja jätkata tööd eriti neis teoreetilise bioloogia ja evolutsiooniteooria suundades, mis on määrava tähtsusega inimese koha ja tähenduse mõtestamisel selles maailmas ja inimkonna ellujäämise strateegia kujundamisel.

Toomas Sutt

Tartu, sügis 1987

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий сборник составлен на основе докладов, прочитанных 16 декабря 1986 г. в Тарту на симпозиуме, посвященном 65-летию со дня рождения КАЛЬЮ ЛЕОНХАРДОВИЧА ПААВЕРА.

Уникальность личности К. Паавера в истории биологии Эстонии, а также на фоне ее нынешнего уровня развития, состоит, прежде всего, в разносторонности его творчества. В работах К. Паавера три разных уровня биологического познания – эмпирический, теоретический и философский – составляют редкую целостность.

Взаимоотношения между естествознанием и философией (тем самым и ученые, воплощающие эти взаимоотношения) могут быть разными, в принципе трех типов. Первую, в наши дни не очень многочисленную группу составляют натурфилософы, которые в своих рассуждениях недостаточно опираются на естественнонаучные факты; их цель – объяснять сложные природные явления при помощи спекулятивных умозаключений. Вторая, наиболее многочисленная группа – это философствующие биологи, основой философских обобщений которых служит естественнонаучный материал, черпаемый из мировой литературы. Третью группу, находящуюся на самом высоком теоретическом уровне, составляют те биологи, которые в своих теоретических и философских обобщениях во многом исходят из собственных исследований в области эмпирической или систематической биологии: например, видные представители синтетической теории эволюции Т. Добжанский, Н. Тимофеев-Ресовский, И. Шмальгаузен, К. Завадский, Дж. Хаксли, Б. Ренш, Э. Майр, Дж. Симпсон и др. К данной группе принадлежит и К. Паавер.

В последние годы своей жизни К. Паавер интенсивно работал над сверхсложной проблематикой сущности человека. Он намеревался написать серию эссе о всей протяженности человеческой экзистенции: от альфы (зачатия) до омеги (смерти).

Однако, судьба решила иначе...

Как естествоиспытатель и философ К. Паавер был глубоко убежден, что дать смысл и значение своей жизни может каждый человек только сам. Однако при осмыслении своей жизни, особенно в нашем быстро изменяющемся и насыщенном противоречиями мире, каждому из нас требуются поддержка и понимание со стороны других людей. В этом плане К. Паавер чаще всего выступал в роли человека, всегда готового дать другим и очень редко просящего что-нибудь для себя.

Наиболее важные черты эволюционистского видения мира и гуманистического понимания человека К. Паавером весьма четко выявляются в незаконченном эссе, отрывок из которого он прочел 16 декабря 1981 г., когда друзья и коллеги собрались в Доме Бэра на чествовании его 60-летия. Эссе озаглавили: "Эволюция, человек, этика" - как три ключевых понятия для понимания жизни и творчества К. Паавера.

Своей работой и достижениями К. Паавер доказал, что и в области теоретического естествознания представители маленькой нации могут достичь мирового уровня. Возможно, что в области теории решающей в конкуренции является не аппаратура, стоящая миллионы, а творческая личность, продуцирующая новые идеи. Так или иначе, но у нас есть все основания считать, что во многом благодаря работам академика Калью Леонхардовича Паавера важная часть нашей национальной культуры - теоретическая биология - достигла международного уровня.

Наша нелегкая задача - сохранить достигнутый уровень и продолжить работу особенно в направлениях теоретической биологии и эволюционной теории, имеющих решающее значение в осмыслении места и смысла существования человека в природе и выработке стратегии выживания для человечества.

Тоомас Сутт

Тарту, осень 1987

PREFACE

The present collection has been compiled mainly of the papers which were delivered at the symposium dedicated to the 65th birthday of KALJU PAAVER at Tartu on December 16, 1986.

The uniqueness of K. Paaver's personality against the background of the history and present situation of Estonian biology first of all is reflected in the versatility of his scientific heritage. Three different levels of biological cognition — empirical, theoretical and philosophical — form a rarely observable whole in the works of K. Paaver.

The relations between natural science and philosophy (consequently also the scientists engaged in) may highly vary — in principle represent three different groups. To the first, not a very numerous one nowadays, belong natural philosophers, whose argumentations have not been necessarily verified by biological facts: they attempt to explain the complicated natural phenomena speculatively. The second, the largest group consists of philosophizing biologists, whose theoretical inferences and philosophical treatments are based on natural scientific facts, however, obtained not in their investigations, but from literature. The researchers belonging to this group differ, naturally, rather widely in their level of knowledge. However, a great number of valuable results in the philosophy of natural science have just been obtained this way. And at last, the third and accordingly the smallest group containing the most distinguished specialists is represented by the biologists, who have based their theoretical and philosophical generalizations mainly on the results obtained by themselves

mostly in tens of years lasting empiric and taxonomic investigations. To this group belong, for example, the founders and promoters of the synthetic theory of evolution: T. Dobzhansky, N. Timofeeff-Ressovsky, I. Schmalhausen, K. Zavadsky, J. Huxley, B. Rensch, E. Mayr, G. Simpson et ali, and surely also K. Paaver.

During the last years of his life K. Paaver was intensely working at the very complicated problems connected with human nature. He intended to write a series of essays treating the whole life-process of man: from alfa (fertilization) to omega (death). But it turned out otherways ...

K. Paaver as natural scientist and philosopher was deeply convinced that it was by man himself to find the purpose and meaning of his life. However, to fulfil our ambitions in the world we live in, which is changing very rapidly and is strained of contradictions, we all need the support and understanding of the people surrounding us. In this respect he was more often a giver than a receiver.

The most important features of K. Paaver's evolutionary thought and humanist approach to the problem of man are quite clearly outlined in the essay (which he could not finish) from which he read an abstract on December 16, 1981, when friends and colleagues of his had gathered to Baer's House to celebrate his 60th birthday (see "Eesti Loodus". 1985. No. 5. P. 328-330). We have given the essay the title "Evolution. Man. Ethics." to denote the items K. Paaver had dedicated his life to.

Through his work and achievements K. Paaver has proved that representatives of small nations may also reach the world level, even in theoretical natural science. Maybe a theoretical science is in a more favourable situation in this respect, as it is not as much the complicated apparatus costing millions than a person producing new ideas, that is decisive in the competition.

It is much thanks to the works by academician K. Paaver that one of the domains of our national culture - theor-

etical biology -- has achieved not only the nowadays's level, but can enrich also the world culture.

Our task is to maintain that level and develop on theoretical biology and evolutionary theory especially in those directions which play an important role in interpreting the place and meaning of man in this world and in outlining the strategy of survival for mankind.

Toomas Sutt

Tartu, autumn 1987

ЭВОЛЮЦИЯ. ЧЕЛОВЕК. ЭТИКА.

К. Паавер

Однажды в штормовой октябрьский день стоял у окна своего кабинета сидящий ученый и рассеянно следил за тем, как под низкими обрывками облаков ветер кидал из стороны в сторону черных птиц и обрушивался на березы, срывая с них последние желтые листья. Медленно скользил он взглядом по осеннему пейзажу. Во дворе копошился знакомый старичок, около него, подпрыгивая и таякая, кружился молодой рыжий пес. Вдали на потемневшем поле пластал землю одинокий трактор. Еще дальше по дороге проезжали броневики с пушками на прицепе. Ученому некуда было спешить, он был спокоен, но в это спокойствие влетали осенняя тоскливость, усталая удовлетворенность завершенной работой. Он взял со стола книгу в блестящем переплете — авторский экземпляр своей последней монографии — и стал безразлично перелистывать ее. Книга потребовала от него длительного самопреодоления, многих часов ухода в себя, напряженного умственного труда. В потоке сознания стали спонтанно возникать мысли. Оправдывает ли себя такое усилие? Имеет ли смысл постоянное увеличение количества знаний? Имеет ли его работа, кроме специального, какое-либо более общее значение для людей, например, для этого старичка, для тракториста, для солдат, едущих в броневике, и, конечно же, для него самого? В самом деле, не поразительно ли неизмеримое количество наших знаний, что только человек не исследовал? Мы знаем, зачем и куда направляется

эта птичья стая, которая, борясь с ветром под серыми облаками, стремится на юго-запад, где и когда во глубине веков рядом с человеком появилась собака, как возникла и из чего состоит земля, которую пашет трактор, и неисчислимое множество прочих вещей. Мы знаем инфраструктуру колец Сатурна и код наследственности, измерена наибольшая воображимая скорость, нами оставлены следы на пыльной поверхности Луны, но мы знаем также, как направлять снаряд в цель, так чтобы поражающая и разрушающая силы были максимальны. Нами рассчитано также, каковы должны быть форма, вес, устройство и состав стальной оболочки снаряда, чтобы она давала как можно больше смертоносных осколков, чтобы они сильнее врезались в тело противника, бесповоротно рвали и разрушали. Мало того, создана наука, вложившая в человеческие руки бомбы и крылатое оружие, с помощью которых простым нажатием на кнопку можно сечь дотла и превратить в газовое облако целые города вместе со всем находящимся в них живым. Установлено, что надо для того, чтобы рука солдата не дрогнула, когда он направляет пулю в противника или все испепеляющую ядерную бомбу в цель. При этом мы не знаем, кто мы на самом деле, что нужно для счастья нас самих, наших детей, наших внуков и всех будущих поколений. Размышляя над такой безрадостной констатацией, ученый усмехнулся про себя. С точки зрения человека, измученного повседневными заботами, отягощенного обузой невыполненных обязательств и несвершенных дел, — а он и был одним из таких — это был, конечно, очень странный вопрос. Однако все же: для человека нет на свете ничего важнее его самого; таким образом, вопрос о человеке и его сущности должен быть центральным вопросом всего познания, в какой-то степени первоначально свойственным и действительно существенным для всех нас.

Мы располагаем огромным количеством знаний о человеке, и все-таки возникает парадоксальный вопрос: достаточно ли их для того, чтобы признать наши затруднения в главном — в понимании сущности человека? Можем ли мы правильно оценить, насколько концепции о человеке, существующие в мировой нау-

ке, соответствуют задачам и опасностям эпохи? Изучение человека в настоящее время неизмеримо расширилось. Философы, приверженцы военной терминологии, говорят даже о фронтальной атаке на проблему человека, прогнозируют новые большие открытия в данной области. Зародились такие новые гуманитарные дисциплины и исследовательские направления, как аксиология — учение о смысле и ценностях человеческой деятельности и культуры, эвристика — общая теория мышления и мысленных поисков. Громогласно заявляют о своих невиданных возможностях в деле изучения человека молекулярная биофизика и биохимия, моделирование биосистем. Антропология математизируется и кибернетизируется. Биология втягивается все шире в процесс познания человека. Зарождаются новые дисциплины и направления: типология высшей нервной деятельности, соматология как учение о целостности человеческого тела, сексология, нормология и др., однако нет еще общей теории человека. На статус общей теории человека сквозь века претендовала философия, но она не смогла быть ею. Достаточно углубиться в дебри противоречий философских школ. Многочисленная когорта экзистенциалистов утверждает: развитие науки не только не приблизило нас к пониманию человека, а уводит все дальше от него. Хотя наши знания о человеке умножаются, однако сущность его становится для нас все туманнее. Догматический сверхоптимист отвечает на это: все ясно, окончательно поставлено на свои места, следует лишь уметь пользоваться общими концепциями. Мы говорим о биосоциальной сущности человека, однако нередко сводим ее только к социальной. В то же время в достижениях приматологии, этологии и других наук как в зеркале безошибочно отражаются признаки нашего животного происхождения. Поэтому некоторые натуралисты впадают в другую крайность, заявляя: человек — это голая, без шерстяного покрова обезьяна. Соответственно озаглавлена известная работа Морриса.

В наши дни стали популярными идеи переселения человека в космос. Ученые страстно обсуждают возможности вступления в контакт с внесезными антропоидами даже за пределами Млечного

пути. Одновременно вокруг нас стягивается петля чисто земных глобальных проблем. Удастся ли нашим потомкам избежать их? Стоит ли надеяться на техногенетику, ссылаясь на которую новые парацельсы мечтают о переделке человека, хотя мы и не знаем, почему следует переделать Homo sapiens и каким он должен стать. Находимся ли мы еще сегодня в той адаптивной нише, приспособиваясь к которой сто тысяч лет тому назад родился удивительный вид - человек обыкновенный; являемся ли мы по своей биологической сущности все еще тем же охотником каменного века, каковым наш вид появился на сцене истории, а теперь должен жить со своими инстинктами и эмоциями в современном мире, где нет места для эсхотника, который узнал о своем животном происхождении, о своей скованности железными законами развития природы и общества, низвергнуть которые он не в состоянии? Неужели человек, чего бы он ни достиг, в силу своей биологической сущности обречен на существование в страхе и неудовлетворенности? Является ли сущностью и источником отчуждения наше животное происхождение? Весь жизненный путь и трудовой опыт убедили ученого в том, что на данные вопросы можно дать ответ, тем самым создать также воистину оптимистическую философию человека, только на основе эволюционистской трактовки человека. Необходимо отказаться от боязни исходить при синтетической трактовке сущности человека и решении экзистенциальных проблем человеческой жизни из эволюционной теории. Лишь на основе эволюционистской трактовки человека можно показать, что между научным, в том числе биологическим видением мира и выводами о бессмысленности человеческой жизни не существует неразрывной связи. Такая трактовка позволяет нам достичь общего знания о том, что человек - не какое-то абсолютно универсальное мифическое существо, способное беспредельно адаптироваться, чья экзистенция может продолжаться как на космических платформах, так и на испепеленной в ядерной войне родной планете. В свете данной теории становится понятным, насколько ценна наша разноликость, колоссальная изменчивость человека как вида, становится также

яснее, насколько правильно, испокон веков присуще нашему виду и насколько важно оберегать и сохранять культурное разнообразие человечества как целого.

Разумеется, ученый и раньше не раз задумывался над этими проблемами, но всегда эпизодически и бессистемно. Он рассуждал над ними уже в годы великой войны, когда жестокий лик ее заставлял мучительно искать объяснения происходящему. Он искал ответ на эти вопросы долгими ночами, когда в солдатской шинели шагал по кажущимся бесконечными бездонным и заметенным дорогам или сидел у костра, разглядывая ночное звездное небо. В то время он был еще молодым, без опыта и знаний. Мысли не находили верного направления, не могли сформироваться в четкие положения. Но теперь, перед наступающей старостью, когда уже имеется определенный жизненный опыт, достаточно скепсиса и даже некоторые знания, не доставит ли положительных эмоций попытка логически упорядочить и оформить эти размышления? Он был в своих мыслях свободен, его не тревожила боязнь, что при этом ему придется, может быть, преодолеть узкие рамки догматического мышления или заблудиться в одном из десятков тупиков, которыми столь богата современная философия. Он не старался поучать эмоционально мыслящих интеллигентов, раздражать их естественнонаучным превосходством, шокировать будничные умы, возбуждать внимание намеренно биологизирующей тенденцией. Он нуждался в ясности для самого себя.

ж ж ж

Перевод Ю. Сарва из журнала

"Esti Loodus". 1985. Nr. 5. Lk. 328-330.

EVOLUTION. MAN. ETHICS.

K. Paaver

Once, on a stormy day in October, a greying scientist was standing at the window of his study, watching absent-mindedly the wind tossing about black birds under the low, tattered clouds and lashing at birch trees, tearing off their last yellow leaves. He passed his glance slowly over the autumn landscape. An old man whom he knew well was going across the courtyard, with a young yellow puppy leaping and yapping around him. Yonder in the field a solitary tractor was ploughing the black earth. Farther away on the road, armoured carriers were pulling along cannons coupled to them. The scientist could take his time, he was in no hurry. His mind was at peace. But in that peace of mind there was a certain melancholy evoked by the autumn, a weary satisfaction with completed work. He picked up from the table in front of him a book in a shiny jacket, the author's copy of his latest monograph, and turned over its pages indifferently. Writing the book had required sustained effort, long hours of engrossment, strenuous thinking. In his mind thoughts welled up in spite of himself, ordinary, yet fascinating thoughts. Had his efforts been justified? Was there any sense in constantly increasing the amount of knowledge available to mankind? Besides its importance for his own narrow speciality, did his work also have any more general significance for people at large, for that old man, for example, or that tractor-driver, or the soldiers in those armoured carriers, and, of course, for himself? Indeed, isn't it amazing what a

vast amount of knowledge we have, what myriads of things man has succeeded in finding out. We know why and where this flock of birds heading south-west is migrating, struggling with the wind under the grey clouds, where and when the dog became man's companion in the distant past beyond human memory, how the earth that the tractor is ploughing was formed and what it is composed of, and countless legions of other things. We know the fine structure of the rings of the Planet Saturn and the genetic code, we have measured the rate of the highest conceivable speed and we have left our footprints in the dust covering the Moon's surface, but we also know how to launch a missile at its target in such a way as to cause the greatest possible destruction and inflict the largest number of casualties. We have calculated the optimum shape, weight, structure and composition of the steel shells of missiles that would produce the greatest possible number of lethal fragments and penetrate deepest into our adversary's body, tearing and shattering it beyond remedy. And what is even more, we have created a science that has equipped man with bombs and cruise missiles which can be launched by merely pressing a button and will burn to ashes and turn into a cloud of vapour whole towns together with all living beings in them. We have found out how to steady a soldier's hand to send a bullet through his enemy's body or drop on its target a nuclear bomb that will reduce everything to ashes. And at the same time we do not know who we actually are or what we need for our own happiness or the happiness of our children, our grandchildren and the following generations. Having made that rather sad statement, the scientist gave a wry smile. Of course, for a man worn out by everyday worries, with a mind preyed on by anxieties about duties undone and tasks unperformed - and he himself was one of such men - that was a peculiar question to wonder about. And yet, there is nothing more important in the world for man than he himself. Therefore, the question of

man and his nature should be central to the whole problem of cognition, something inherently characteristic and really essential to all of us.

We have collected enormous amounts of knowledge about man, and yet, a paradoxical question arises: is that knowledge sufficient to make us admit to our difficulties in understanding the basic thing - the essence of human nature? Are we able to judge correctly how far the conceptions of man currently recognized by world science can meet today's needs and dangers? Nowadays research into man has assumed enormous proportions. Philosophers fascinated by military terminology even speak of an all-out attack on the problem of man, predicting new, great discoveries in the field. There have appeared such new humanitarian disciplines and trends of investigation as axiology - the theory of the meaning and values of human activities and culture, and heuristics - the general theory of thinking and the ways of arriving at scientific solutions. Molecular biophysics and biochemistry as well as biosystem modelling speak loudly of the unprecedented opportunities they hold out for research into man. Anthropology is relying ever more heavily on mathematical and cybernetical methods. Biology is playing an ever increasing role in the study of human nature. A number of new disciplines and trends have come into being, such as typology of the higher nervous activity, somatology as the theory of the wholeness of the human body, sexuology, normology, etc., but there is no general theory of man. Through the ages the status of the general theory of man has been claimed by philosophy. But it has failed in this purpose. Let us only take a closer look at the maze of contradictions between different schools of philosophers. The large cohort of existentialists maintain: the progress of science has not helped us to learn to understand man, on the contrary, it has been leading us ever farther from understanding him. Although we have been learning ever new facts about man, his nature has been growing more and more mys-

terious to us. The answer of the dogmatic super-optimist to that is: everything is clear, conclusively proved, we only need to know how to use the general conceptions. Speaking of man's bio-social nature, more often than not we have reduced it barely to his social nature. At the same time, the results obtained by primatology, etology, and other sciences have provided us with a mirror which reveals to us unmistakable signs of our animal origin. Therefore, some naturalists adhere to the extreme view: man is only a bare, hairless ape, as says the title of a well-known book by Morris.

Very popular nowadays are ideas of man penetrating into outer space. Scientists keenly discuss possibilities of establishing contacts with anthropoids living in extraterrestrial space, outside the solar system, or even beyond the Milky Way. At the same time the noose of purely earthly global problems is running tight round our necks. Will our children escape it? Is it wise to pin our hopes on genetic engineering, referring to which, modern Paracelsuses are dreaming of altering man in spite of the fact that we do not know how, why and into what *Homo sapiens* should be changed? Are we today still within that adaptive niche accommodation to which gave birth to this wonderful species called real man a hundred thousand years ago? Are we deep down in our biological nature still the same hunters of the Paleolithic period who represented our species when it first appeared on the stage of history, but who with their instincts and emotions are compelled to live in the present-day world where there is no place for the ex-hunter who has become aware of his animal origin, of being chained by the iron laws governing the development of nature and society and to change which is beyond his powers? Is man, whatever his achievements, doomed to live in fear and discontent because of his biological origin? Is it our animal origin that constitutes the essence and source of our alienation? The life and work experience of a scientist had led him to the belief that it was possible to find answers to those ques-

tions, and consequently, to create a genuinely optimistic philosophy of man, but only on the basis of an evolutionary conception of man. It is necessary to get rid of our fear to use the evolutionary theory in giving a synthetic treatment of man's nature and solving the existential problems of human life. It is only the evolutionary conception of man that allows us to prove that the scientific, including the biological, view on life does not necessarily lead to the conclusion that human life is inevitably meaningless. This conception will help us to reach the general understanding that man is not an infinitely adaptable, absolutely universal mystical being equally able to continue his existence on platforms in outer space or on his home planet burnt to ashes in a nuclear war. In the light of this theory we shall understand the great value of our diversity, of the immense variability of man as a species, but at the same time we shall see more clearly how right, how inherently peculiar to our species, and how important it is to safeguard and preserve the cultural versatility of mankind as a whole.

Of course, the scientist had thought about those problems many times, but always merely episodically and without any system. He remembered that he had already tried to think about them during the years of the great war when its cruelty had bitterly urged him to find an explanation to what was going on. He had thought about those questions on many a night, marching as a soldier along seemingly endless muddy or snow-bound roads or sitting by the fire in a soldiers' camp, looking up at the stars shining in the dark sky. In those days he had been young, without much experience or knowledge. His thoughts had not followed any definite direction, he had not been able to shape them into clearly formulated views. But now that he had reached the threshold of old age and had gained some experience of life, a sufficient amount of scepticism, and, perhaps, even some knowledge, would it not arouse in him a positive emotion to

try to sort out his ideas and arrange them in a logical system? He was free in his thoughts, he was not troubled by the fear of crossing beyond the narrow limits of dogmatic thinking or getting lost in some of the dozens of blind alleys in which modern philosophy abounds. He would not seek to teach the emotionally thinking intellectuals, to irritate them with the superiority of an exact scientist, to shock those accustomed to the ordinary way of thinking, to attract attention by expressing a deliberately biologising tendency. He needed clarity for himself.

x x x

Translated by L. Hone from "Eesti Loodus". 1985. No. 5.
P. 328-330.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ОРГАНИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ В СВЕТЕ СИСТЕМНОЙ КОНЦЕПЦИИ

Х. Каллак

Понимание жизни как атрибута особо организованных систем предполагает системный подход и к сущности биологической эволюции. Исходя из системной концепции, в настоящей работе рассматриваются следующие вопросы: структура процесса эволюции, общий механизм эволюционных изменений и основные тенденции эволюции жизни на Земле.

Под системным подходом к структуре эволюции мы понимаем расчленение этого сложного и многогранного процесса на отдельные элементы (явления) и установление взаимосвязей между ними. До сих пор широко распространена точка зрения, согласно которой в биологической эволюции различают изменения микроэволюционного и макроэволюционного типов. К микроэволюции относят эволюционные преобразования внутри вида, а к макроэволюции - изменения, позволяющие различать таксоны надвидовых уровней. Относительно видообразования точки зрения расходятся: то его рассматривают как микро-, то - как макроэволюцию. По Гранту /13/, видообразование является связующим звеном между микроэволюцией и макроэволюцией.

Для понимания источников указанного подхода к структуре органической эволюции необходимо напомнить, что основные принципы эволюционной теории были разработаны на основе биологических знаний прошлого века, когда непосредственными объектами исследования служили особи и виды. Наряду с вос-

приятие жизни как совокупности отдельных видов развивалось и представление об органической эволюции как возникновении видов. В зависимости от степени сходства и, следовательно, филогенетического родства, виды объединяли в таксоны разного ранга. Иными словами, систематики рассматривали живую природу как таксономическую иерархию видов, а эволюционисты описывали историческое развитие жизни в виде филогенетического дерева.

Достижения менделевской генетики и обращение эволюционистов к популяционному уровню организации живого не обусловили заметных изменений во взглядах на общую структуру живой материи, а также на структуру эволюции. Систематики по-прежнему не включали популяцию в номенклатуру таксономической системы (хотя и признали ее в качестве внутривидовой группы организмов), а эволюционисты стали лишь подчеркивать роль популяции как элементарной единицы эволюции на пути к видообразованию.

Популяцию как единицу живой природы стали учитывать также экологи, рассматривая ее в качестве структурного компонента сообществ. Однако большинство экологов до сих пор сомневается в эволюции сообществ и биосферы в целом.

Итак, структуру живой материи характеризуют двумя разными рядами иерархических систем: таксономическим и экологическим или биоценоотическим. При этом выявляется двойная роль популяции как элемента обоих рядов. Парадокс и, одновременно, источник многих недоразумений состоит в том, что в популяции видят элементарную единицу эволюции для таксономической, но не для биоценоотической иерархии систем. Признают, что с популяции начинаются эволюционные преобразования вида, а также надвидовых таксонов, но сомневаются в том, что эволюционное изменение популяции представляет собой элементарное событие в эволюции систем биоценоотического ряда. Исторические изменения в структуре биосферы, т.е. в соотношениях разных популяций и экосистем остаются вне сферы органической эволюции, и, следовательно, эволюцию жизни рассматривают как совокупность филогенезов отдельных таксо-

нов разного ранга.

В поисках решений данной проблемы неоднократно приходили к выводу, что монолинейная иерархия, будь то таксономическая или биоценотическая, не отражает биологическую организацию во всей ее многогранности /1, 9, 15/. Однако разные иерархические ряды — не полностью изолированные явления: они имеют определенные точки или звенья соприкосновения. Некоторые компоненты участвуют одновременно в разных рядах. Так, Мак Махон /15/ рассматривает организм как общее исходное звено для таксономического или филогенетического и биоценотического или коэволюционного рядов. По Александрову /1/, связующим звеном и, одновременно, стартовым уровнем для обоих типов биологической иерархии является популяция.

Нам представляется, что понимание структуры живой материи в виде полилинейных иерархий биосистем и выяснение связующих звеньев между разными иерархическими рядами представляет собой существенный шаг на пути познания структуры биологической эволюции.

Принцип полилинейных иерархий биосистем связывается с концепцией о множестве и многомерности качеств материи, включая также живую материю. Некоторые качества (например, самовоспроизведение и саморегуляция) свойственны жизни в целом: всем уровням организации и всем типам биосистем. Они проявляются в виде универсальных свойств живого, отличающих живое от неживого. Другие качества обнаруживаются лишь в определенных сферах живой материи и тем самым как бы расчленяют ее на отдельные, более или менее дискретные и/или целостные биосистемы: прокариоты и эукариоты; растения и животные; насекомоядные, грызуны и другие отряды млекопитающих; сложноцветные, бобовые и другие семейства двудольных; белый клевер, клевер луговой и другие виды клевера. По соответствующим качествам отличают также лес от болота и других типов экосистем; продуценты от консументов или первичные консументы от вторичных консументов. Поскольку разномерные качества живой материи частично пересекаются или переплетаются, то образуются соответствующие "узлы". Так, консументы могут

быть или эукариотами или прокариотами; грызуны могут включаться в пищевую сеть леса или болота. Популяции представляют собой узел, в котором пересекаются, с одной стороны, качества, позволяющие различать уровни таксономической иерархии, и, с другой, — качества, проявляющиеся в виде признаков, от которых зависят взаимоотношения организмов в сообществах (хищничество, конкуренция, аллелопатия, паразитизм, симбиоз и др.). Пересечение разномерных качеств позволяет построить разные ряды биосистем: иерархические и неиерархические, линейные и нелинейные.

Признавая эволюцию систем таксономической иерархии, резонно признавать также эволюцию систем биоценотической иерархии, т.е. формирование соответствующих экосистем и биосферы целиком в результате необратимых, более или менее направленных изменений. Однако чтобы говорить об эволюции отдельных экосистем или биосферы, следует обнаружить механизм и наметить основные тенденции эволюции на упомянутых уровнях организации живого.

Для познания механизма эволюционных изменений биосистем ценотической иерархии целесообразно напомнить основной механизм эволюционного преобразования популяции как структурного элемента данной иерархии. Эволюцию популяции можно рассматривать в виде цепи изменений, начинающихся на молекулярном уровне отдельных клеток (особей). Первичными генераторами таких изменений служат нуклеиновые кислоты, в структуре которых происходят постоянные замены и рекомбинации. Перестройки ДНК могут отражаться на фенотипе клеток (особей), однако не всегда и не адекватно, ибо в эти процессы включаются разные регулирующие факторы как генетического, так и негенетического характера. В свою очередь, от способа отражения изменений ДНК в фенотипе зависит передача этих изменений в генофонд следующего поколения. Изменения генетического материала передаются дифференцированно, в зависимости от успешности соответствующих особей в борьбе за существование и от иных факторов эволюции, действующих на уровне популяции. К тому же, передача генетического материала от пре-

дыдущего поколения к следующему представляет собой не адекватное копирование, поскольку в процессе репродукции происходит многократное комбинирование элементов генетической системы. Следовательно, эволюционное изменение популяции — это не суммарный акт изменений отдельных особей, тем более — адекватное отражение первичных перестроек в молекулярной структуре ДНК. Но как бы дифференцированно и неадекватно ни отражались первичные изменения ДНК в генофонде и фенотипе популяции, эти изменения служат источником эволюционных преобразований популяции.

Рассматривая эволюционное преобразование популяции как ступенчатое неадекватное отражение изменений индивидуальных молекул ДНК в фенотипе популяции, логично предполагать и дальнейшее отражение этих изменений на следующих по рангу уровнях организации, т.е. на сообществах и далее — на биосфере /6, 14, 16/. Эволюционные изменения популяций не могут не отразиться на структуре сообществ, компонентами которых они являются. Поскольку эволюционные преобразования популяций необратимы, не могут быть обратимыми и исторические преобразования сообществ и экосистем. Трудно согласиться также с положением, согласно которому изменения сообществ представляют собой лишь ненаправленные флуктуации.

Эволюция сообщества начинается с материала, являющегося итогом эволюции на популяционно-видовом уровне, т.е. с наличия разнородных популяций, имеющих различные шансы для выживания и развития в данных условиях. Далее этот материал подвергается воздействию разных факторов направляющего характера. К числу последних относятся факторы эндогенного и экзогенного в отношении экосистем происхождения, биотического либо абиотического характера (взаимоотношения между разнородными популяциями, действие абиотических компонентов экосистемы, влияние других экосистем и биосферы в целом, а также разных космических факторов).

Рассмотрение эволюции сообществ в качестве продолжения эволюционных событий, происходящих на популяционно-видовом уровне, и предположение аналогии между механизмами эволюци-

онных преобразований на данном уровне организации живого не означают признания тождества этих явлений. Для понимания особенностей исторического развития сообществ и экосистем по сравнению с популяциями и видами целесообразно напомнить некоторые критерии, отличающие эти типы биосистем друг от друга.

Все биосистемы поддерживают характерную для них упорядоченность в результате беспрерывного самообновления за счет элементов среды /2, 4, II, I2/. При этом самовоспроизведение биосистемы низшего ранга представляет собой частичное возобновление соответствующей биосистемы высшего ранга. Самообновление биосистем является неадекватным восстановлением (копированием), хотя оно и не означает хаотического флуктуирования или беспредельной изменчивости. Сравнение адекватности самообновления в ряду популяция-сообщество-биосфера обнаруживает следующую закономерность: чем выше по рангу биосистема, тем менее адекватно ее обновление. Увеличение конвариантности воспроизведения систем биоценотической иерархии можно рассматривать как функцию продолжительности их существования. Увеличение продолжительности жизни биосистем означает их подверженность более широкому кругу разнокачественных влияний среды и предполагает такую гибкость реакций, на которую не способна инвариантная или маловариантная система.

В свою очередь, спектр реакций биосистем определяется присущей им саморегуляцией, которую считают таким же универсальным качеством живого, как и самообновление /3, 5, 7, IO/. Саморегуляцией, доводящей до минимума повреждающее воздействие внешних факторов и определяющей оптимальные взаимоотношения между компонентами самой системы, обеспечивается надежное функционирование биосистем. Саморегуляция биосистем осуществляется при помощи более или менее жесткого программирования, причем с повышением ранга в иерархическом ряду особь-популяция-экосистема жесткость программирования значительно ослабевает. Более обширная и вариабельная среда и продолжительное существование требуют также более гибкой,

способной к перестраиванию программы. Сравнивая генетические программы биосистем разных уровней организации (генотип-генофонд-совокупность генофондов), можно увидеть, что наряду с увеличением объема увеличивается и самоорганизующий аспект этих программ. К тому же, расширяется сфера факторов, участвующих в избирательной реализации генетической программы. Все это повышает пластичность биосистем и обеспечивает безотказное функционирование в стрессовых условиях.

Из приведенного следует, что в ряду особь-популяция-экосистема-биосфера повышаются гибкость и автономность и уменьшается программируемость реакций. Одновременно уменьшаются структурно-функциональная интегрированность и замкнутость (изолированность от среды) этих систем. Как указывает Ю.И. Чернов /8/, сильно падает также эффективность использования энергии. Все это настораживает биологов при признании эволюции и обсуждении механизмов исторического преобразования систем биоценотического ряда. В понижении интегрированности и увеличении степеней свободы поведения видят что-то противоположное тенденциям, характеризующим эволюцию видов и надвидовых таксонов. По нашему мнению, поступают согласно принципу: если нет совпадения, то нет и никакого сходства. Но так ли это? Не существуют ли какие-нибудь универсальные, общие для всех рядов биосистем стратегии и тенденции эволюции?

На наш взгляд, к числу главных стратегий или рычагов эволюции всех типов биосистем относятся следующие взаимосвязанные и взаимодополняющие универсальные процессы: дупликация, дифференциация, интеграция и оптимизация. Дупликацией обеспечивается умножение одноименных элементов и структур, которое, в свою очередь, является необходимой предпосылкой для дифференциации - разделения биосистем на все большее количество разных элементов и субсистем. Дифференциация - неотделимый компонент конвариантного самообновления, результатом которого является возрастание многообразия живой материи. Об этом свидетельствуют дифференциа-

ция клеток и органов, разделение видов на гетерогенные популяции, видообразование и формирование многоуровневых экосистем, состоящих из продуцентов, консументов и редуцентов. Дифференциация биосистем сопровождается усилением и усложнением взаимосвязей между дифференцированными компонентами биосистем и, следовательно, увеличением целостности этих систем в течение эволюции. Совершенствуются разные механизмы саморегуляции, в результате чего увеличивается и автономия биосистем соответствующего (т.е. организменного, популяционно-видового или экосистемного) уровня организации.

В стратегии оптимизаций непосредственно проявляются самоорганизующий и самонаправляющий аспекты органической эволюции. Эволюция любых биосистем не может быть бесконечным или беспредельным усовершенствованием их свойств, ибо имеются соответствующие ограничения, в том числе предельные ресурсы Земли как арены жизни, термодинамические факторы и иерархические взаимоотношения между компонентами биосферы /6, 17/. Как обоснованно утверждает Г.Х. Шапошников /9/, ни одна биосистема не может существовать и развиваться сама по себе. Все биосистемы так или иначе подчиняются воздействию других систем, будь то выше- или нижестоящих, биотического или абиотического типов.

В результате оптимизации развиваются ограниченно завершенные биосистемы, способные безотказно выполнять присущие им функции в течение определенного времени соответственно их программе. Ни одна биосистема не является вечной. Со стороны субсистем это означает развитие умеренного сопротивления на ограничивающее воздействие суперсистемы, со стороны суперсистемы – развитие механизмов, умеренно ограничивающих свободу поведения субсистем, в том числе и продолжительность существования. Именно заменой субсистем обеспечивается динамичность сверхсистемы.

В результате главных стратегий эволюции жизни на Земле из разбросанных и случайных совокупностей организмов, характерных для начальных этапов жизни, в течение 4 миллиардов лет образовалась биосфера – сложная многоуровневая сверхси-

стема со всеми своими подсистемами и уровнями организации. При характеристике основных тенденций эволюции биосферы чаще всего указывают на увеличение организованности и повышение интенсивности биотического круговорота /4, 6, 7, 9, 10, 14, 18/. Эволюция привела к приросту биомассы и увеличению продуктивности биосферы, накоплению энергии и информации в биосистемах. В результате всего этого расширились границы биосферы и увеличилось преобразующее влияние биосистем на абиотическую среду. Увеличилась роль биотических факторов в эволюционных преобразованиях биосистем на всех уровнях организации. Биосфера стала самоорганизующейся и саморазвивающейся суперсистемой. Однако чем больше развивалась автономия биосферы, тем больше затухали эволюционные преобразования соответствующих подсистем, ограничиваясь варьированием изменений суперсистем. Вместе с тем ограничивались также эволюционные потенции всей биосферы. Самые крупные эволюционные преобразования произошли на заре жизни. Эволюция биосферы, как и всех материальных систем, не может быть бесконечной.

1. Александров Д.А. Об организации живого вещества // Ж. общ. биол. 1986. № 2. С. 154-162.
2. Беклемишев В.Н. Об общих принципах организации жизни // Вулл. Моск. общ. испыт. природы. 1964. Вып. 2. С. 22-37.
3. Голубец М.А. Биотическая эволюция: сущность, условия, факторы, особенности // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 50-52.
4. Камшилов М.М. Биотический круговорот. М., 1970. 160 с.
5. Кремьянский В.И. Структурные уровни живой природы. Теоретические и методологические проблемы. М., 1969. 295 с.
6. Лежачивис Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс, 1986. 273 с.
7. Скорубский Б.В. Жизнь и эволюция с точки зрения управления // Макроэволюция. М., 1984. С. 69-71.
8. Чернов Д.И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ // Фауногенез и филоценогенез. М., 1984. С. 5-23.

9. Шапошников Г.Х. Иерархия живых систем // Ж. общ. биол. 1976. № 4. С. 493-504.
10. Шмальгаузен И.И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция // Кибернетика в монографиях. Новосибирск, 1968. Вып. 4. С. 157-182.
11. Bertalanffy L.v. Modern Concepts on Biological Adaptation // The Historical Development of Physiological Thought. 1959. P. 265-286.
12. Csányi V., Kampis G. Autogenesis: the evolution of replicative systems // J. Theor. Biol. 1985. Vol. 114. P. 303-321.
13. Grant V. The Evolutionary Process. A critical review of evolutionary theory. New York, 1985. 500 p.
14. Masing V. Some features of the structure and evolution of coenotic systems // Some Aspects of Botanical Research in the Estonian S.S.R. Tartu, 1975. P. 97-108.
15. MacMahon J.A. et al. Levels of biological organization: an organism-centered approach // BioScience. 1978. Vol. 28. P. 700-704.
16. Schopf T.J. Rates of evolution and the notion of "living fossils" // Ann. Rev. Earth Planet. Sci. 1984. Vol. 12. P. 245-292.
17. Ulanowicz R.E. An hypothesis on the development of natural communities // J. Theor. Biol. 1980. Vol. 85. P. 223-245.
18. Wuketits F.M. Gesetz und Freiheit in der Evolution der Organismen // Umschau. 1979. N 9. S. 268-275.

SOME ASPECTS OF SYSTEMIC CONCEPTION OF ORGANIC EVOLUTION

H. Kallak

The necessity of a systemic approach to the nature and mechanism of organic evolution arises from the systemic organization of life. In this paper the following aspects of the systemic conception of evolution are under consideration: the structure of organic evolution, systemic approach to the mechanism of evolutionary changes, and characterization of the main strategies and tendencies of organic evolution in connection with the systemic organization of life.

The systemic approach to the structure of evolution is argued as breaking up this heterogeneous and multilevel process into elements and determining their interrelations. According to the prevailing opinion an elementary unit of evolution is a population which the evolutionary changes of all higher taxonomical groups start from. While populations serve as elements not only of the taxonomic, but also of the biocenotic hierarchy, it seems reasonable to deduce from the evolutionary changes of populations not only the evolution of taxonomic groups, but also that of biocenotic groups, including the biosphere as a whole.

Proceeding from the systemic consideration the mechanism of evolutionary changes can be regarded as a chain of reactions from the lower levels of biological organization to the higher ones, ranging from DNA alterations of individuals to rearrangements of the biosphere. The transfer of changes in the hierarchical series of the biosystem is characterized by an increase of inadequacy. The more distant (higher) the structural level from the molecular one is, the more indirectly and, consequently, more inadequately the primary alterations of nucleic acids are expressed in it.

In our opinion the following complementary processes

can be accounted as the main strategies of evolution: 1) duplication (multiplication of identical elements and structures); 2) differentiation (structural and functional breaking-up of living matter into an ever increasing number of subsystems); 3) integration (reinforcing and complication of interrelations between the components in biosystems and the improvement of regulatory mechanisms increasing the integrity and/or resistance of the systems); 4) optimization (fitting the exchange of matter, energy and information characteristic of open systems with the constraints resulting from general thermodynamic regularities, from the limited supplies of the Earth and from the interrelations of biosystems).

The main strategies of bioevolution have developed the systemic organization of life. The rise in the autonomy of the biosphere as a self-organizing and self-evolving system can be regarded as the general tendency of bioevolution.

ВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КАК РЕЗУЛЬТАТ БИПАРЕНТАЛЬНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

К. Куль

В биосистематике собрано множество данных, показывающих, что морфологически хорошо различимые виды с межвидовыми гиагусами имеются у организмов, размножающихся бипарентально, в то время как множества унипарентальных организмов обычно представляют для систематиков большие трудности из-за невозможности выявить границы между видами, а то и вообще различить их. В. Грант /6, с. 206/ писал: "... the uniparental populations do not link up into discrete biological species the variations are not grouped naturally into race and species units." И в другом месте /5, с. 65/: "In fact, discrete species groupings are usually recognizable in sexual reproducing groups of organisms, as exemplified by most genera and families of mammals and birds, but are conspicuously absent in many uniparental plant groups, as exemplified by large segments of the genera *Rubus* and *Hieracium*. Удовлетворительного объяснения этот эффект пока не получил.

В существующей биологической теории биологические виды связываются со скрещиванием организмов лишь в связи с представлением, что барьеры скрещивания должны препятствовать перемещению видов и сохранять их генетическую разоб-щенность. В некоторых случаях показана также возможность рекомбинационного видообразования /5/. В настоящей работе

мы хотим показать, что связь между свойством скрещивания организмов и видовой организацией является гораздо более глубокой: скрещивание может само быть причиной возникновения видов (в смысле возникновения гаитусов) и стабилизировать межвидовые границы.

С помощью математической модели покажем, что бипарентальность представляет собой достаточное условие дифференциации совокупности организмов на виды, т.е. что виды возникают автоматически в случае существования скрещивания между организмами.

При получении данного результата принципиальное значение приобретает следующая естественная предпосылка: если две гаметы имеют достаточно большое генетическое различие, то эффективность взаимодействия этих гамет снижена по сравнению с парой более близких гамет; т.е. при более дальнем скрещивании относительно большая часть пар дает нежизнеспособное или малоплодовитое потомство. Таким образом, относительный расход гамет на получение одного жизнеспособного потомка при дальнем скрещивании больше, чем при ближнем.

Опишем популяцию организмов с помощью одного полиаллельного локуса, определяющего некий количественный признак, от которого зависит результат скрещивания. Обозначим через $x_j(t)$ относительную долю гамет в популяции, обладающих аллелью j (в поколении t). Таким образом,

$$\sum_{i=1}^n x_i(t) = 1. \quad (1)$$

где n - число разных аллелей. Выделим в каждом поколении два разных процесса - размножение (R) и наследственную изменчивость (M), происходящих в следующем порядке:

$$x_j(t) \xrightarrow{R} x'_j(t+1) \xrightarrow{M} x_j(t+1). \quad (2)$$

Опишем наследственную изменчивость (мутации, внутригенные рекомбинации) упрощенно с помощью диффузионно-подобного про-

цесса (аналогично работе /12/), интенсивность которого характеризуется параметром m ($0 \leq m \leq 1$): в каждом поколении относительная доля m из числа аллелей $x'_i(t)$ переходит в соседние аллели $i-1$ и $i+1$. Для определения соседства расположим аллели в порядке определяемого ими значения морфологического параметра у гаметы (или у диплоидного организма, если аллели могут образовать полностью упорядоченный ряд по доминированию). Тогда

$$x'_j(t) = (1-m)x'_j(t) + (m/2)(x'_{j-1}(t) + x'_{j+1}(t)). \quad (3)$$

Поскольку рассматриваемое количество аллелей велико, естественно предположить, что гаметы с аллелями k и j могут взаимодействовать лишь в том случае, если они по строению достаточно близки, т.е. если

$$|k - j| \leq a, \quad (4)$$

где a - критическое различие между аллелями. Таким образом, имеет место ассортативное скрещивание или локальная панмиксия /2/. В частном случае $a \geq n$ имеем глобальную панмиксию.

Пусть w_{jk} - эффективность пары гамет с аллелями j и k продуцировать после взаимодействия новые аллели (типа j и k) в следующем поколении.

Учитывая, что число образующихся пар между гаметами с любыми аллелями k и j , разница которых не превышает a , пропорционально относительно численности (концентрации) этих аллелей в популяции, получим

$$x'_j(t+1) = u_j(t) / \sum_{i=1}^n u_i(t), \quad (5)$$

где

$$u_j(t) = x_j(t) \sum_{k=j-a}^{j+a} w_{kj} x_k(t) / \sum_{k=j-a}^{j+a} x_k(t).$$

Если эффективности разных пар гамет равны, т.е. $w_{kj} = w$, то из (5) и (1) получим $x'_j(t+1) = x_j(t)$. Иными

словами, при отсутствии отбора (как внешнего, так и внутреннего) относительные численности аллелей остаются неизменными (если $m = 0$) или постепенно уравниваются (если $m > 0$).

Теперь, допуская, что для каждого j , $w_{jj} = w$, на основе вышеприведенной принципиальной предпосылки следует предположить, что в случае достаточно разных k и j имеет место $w_{kj} < w$. Это - основное условие, от которого зависит наш результат. Конкретный вид данной функции может быть разным. Например,

$$w_{kj} = \begin{cases} 1, & \text{если } |k-j| < a \\ 0, & \text{если } |k-j| = a \end{cases} \quad (6a)$$

или

$$w_{kj} = 1/((k-j)^2 + b). \quad (6б)$$

В следующем численном эксперименте на данной модели воспользуемся уравнением (6a) и значением $a = 6$. Построим начальное распределение численностей $x_i(0)$ как почти равномерное для промежутка $i = 31, \dots, 70$, принимая значения $0,024 \leq x_i(0) \leq 0,026$ с помощью генератора случайных чисел; при этом $x_i < 31(0) = 0$ и $x_i > 70(0) = 0$.

На рисунке показан результат эволюции начального распределения для случаев с мутациями ($m = 0, I$) и без мутаций ($m = 0$). В обоих случаях из начальной популяции образуются три разделенные друг от друга гиатусами стационарные популяции. Полученные три группы естественно интерпретировать как виды, так как имеет место внутригрупповое скрещивание, при этом межгрупповое скрещивание отсутствует (в варианте с $m = 0$) или происходит относительно реже и с пониженной плодовитостью (в варианте с $m = 0, I$) из-за барьера скрещивания (половой несовместимости) между ними.

В другой нашей работе /7/ показано, что похожее видообразование на основе данной модели имеет место и в других начальных распределениях гамет, а также в случае использования формулы (6б). К тому же в работе /7/ установлено, что

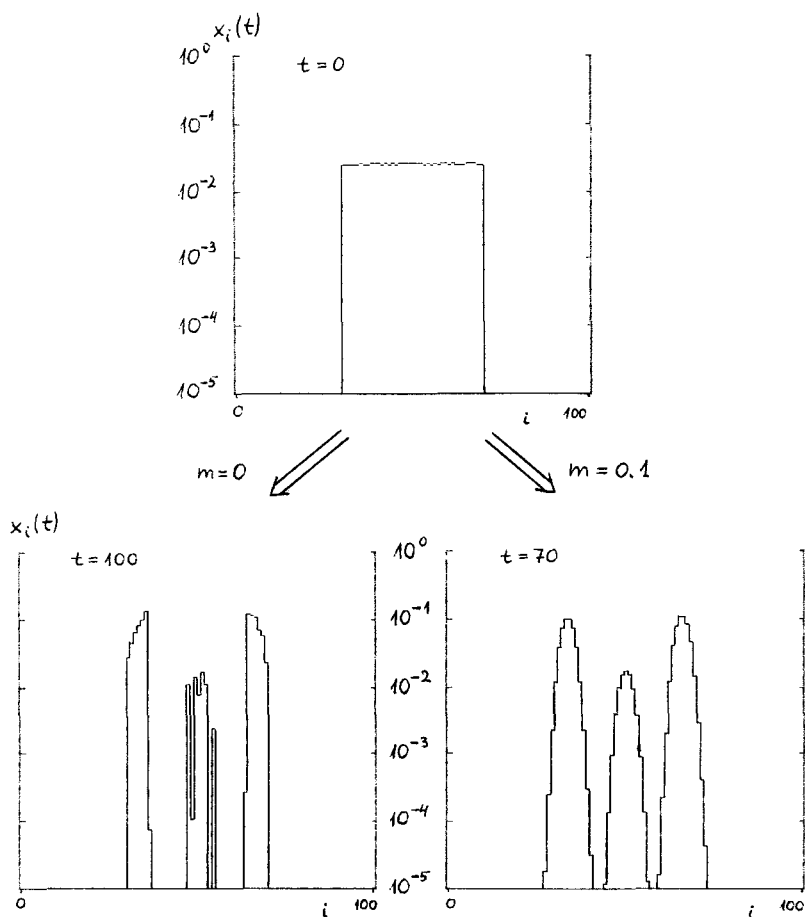


Рис. Эволюция распределения относительных численностей аллелей $x_i(t)$ (в логарифмической шкале) в двух численных экспериментах с моделью скрещивания. i - порядковый номер аллели; m - интенсивность мутационного процесса; t - время в поколениях;

амплитуда вариации вида зависит от функции (6).

Итак, результаты численных экспериментов на приведенной модели показывают, что рассматриваемый механизм приводит действительно к образованию стационарных видов с резкими границами или гиатусом между ними. Быстрая эволюция завершается в данном примере за первые 30–40 поколений, и в случае $m = 0,1$ быстрее, чем при $m = 0$. Следует заметить, что в случае отсутствия мутаций ($m = 0$) ширина гиатуса между видами в стационарном состоянии настолько велика, что не допускает межвидового скрещивания; зато в случае постоянного мутационного процесса ($m = 0,1$) особи по краям видов постоянно скрещиваются с крайними особями другого вида, однако это не приводит к перемешению видов или к исчезновению гиатуса!

Из рисунка видно также, что в случае $m = 0$ возможно случайное исчезновение (потеря) отдельных аллелей даже внутри вида.

В численных экспериментах видообразования с помощью приведенной модели наблюдается тенденция к уменьшению относительной доли образования неплеровитых зигот в течение преобразования распределения численности аллелей; т.е. в результате действия данного механизма распределение численности аллелей изменяется так, что минимизируется потеря гамет на неэффективное скрещивание.

Таким образом, мы показали, что 1) бипарентальность представляет собой достаточное условие для дифференциации множества организмов на виды; 2) барьер скрещивания может быть не адаптивным явлением, а обязательным результатом самого скрещивания; 3) скрещивание стабилизирует виды и их границы. Можно допускать, что по сути дела явление стабилизирующего отбора во многих случаях – это описанный механизм (т.е. что стабилизирующий отбор является нередко результатом частичной половой несовместимости). Относительное постоянство коэффициента вариации многих признаков внутри вида /9/ может также быть результатом данного механизма.

Хотя описанный механизм видообразования и является не-

адаптивным, все же он связан с отбором, если отбор определить как дифференциальное размножение. Однако в данном случае мы имеем дело не с внешним отбором, а с определенным видом внутреннего отбора (internal selection, по Л. Уайту /14/). Половая несовместимость, ответственная за данный механизм, - весьма общее явление, обнаруживающееся в разных процессах на весьма разных этапах онтогенеза /1/.

Полученный результат позволяет по-новому интерпретировать также широкую распространенность полового размножения среди организмов, которая имеет пока ряд противоречивых объяснений /3; II; I3/. Ведь если данный механизм видообразования, примером которого является приведенная простая модель, на самом деле действует в природе (т.е. если скрещивание вместе с половой несовместимостью служат важным фактором эволюции и причиной образования видовой организации), то оказывается, что виды возникли в первую очередь у тех организмов, которые размножались бипарентально. Как показано выше, внутривидовая половая несовместимость - явление не стабильное /8/.

Исчезновение регулярной видовой организации в группах, потерявших способность к бипарентальному размножению, а также наличие такого типа размножения у большинства "хороших" видов, равно как и сохранение гаметосов при умеренной межвидовой гибридизации, могут свидетельствовать о возможной роли скрещивания как фактора эволюции и причины видообразования.

Как известно, у многих насекомых практически единственным морфологическим различием между близкими видами служит форма гениталий /10/, что может также рассматриваться как возможное следствие описанного механизма видообразования.

Чтобы существующий вид дивергировался на основе описанного механизма, следует допускать существенное увеличение внутривидового генетического разнообразия за относительно короткий период (порядка 10 поколений). Кроме увеличения интенсивности разных мутагенных процессов, такое возможно в случае, если в силу каких-то внешних причин в течение опре-

деленного промежутка времени половой процесс ингибирован и происходит лишь вегетативное размножение особей с соответствующим накоплением соматических мутаций. Если увеличение генетического разнообразия является лимитирующим процессом в видообразовании по данному механизму, то обычно имеет место дивергенция, при этом тривергенция – событие редкое.

Следует заметить, что описанный в настоящей статье механизм видообразования хорошо согласуется с пунктуализмом, согласно которому виды возникают также быстро и затем в течение долгого времени относительно хорошо стабилизированы.

В статье Х. Бернштейна и соавт. /4/ приводится вывод, внешне очень похожий на наш: "species are a consequence of sex" /4, с. 684/. Однако их модель принципиально иная. В ней используется два основных допущения:

- 1) успешность скрещивания зависит от плотности популяции; существует т.н. оплата за редкость;
- 2) все виды отличаются друг от друга по приспособленности к определенному непрерывному фактору среды.

Описанный нами механизм функционирует независимо от этих допущений и представляется более общим, если судить по общности сделанных допущений. Механизм Х. Бернштейна и соавт. является в основном экологическим и не затрагивает проблем гибридизации или генетических аспектов видообразования.

Описанный нами симпатрический механизм никак не исключает других, приспособительных или аллопатрических механизмов видообразования. Например, можно представить, что после быстрого образования и преобразования видов через механизм половой несовместимости вид подвергается адаптационным изменениям. Кроме того, имеются примеры симпатрического видообразования с помощью полиплоидизации генома и аллопатрического видообразования благодаря генетическому дрейфу при существовании географических изоляционных барьеров. Но какова относительная роль разных механизмов в процессе эволюции – пока неизвестно. Решение этого вопроса требует усиленного количественного исследования процессов эволюции организмов.

В заключение выражаю благодарность Т. Мелс, Э. Пармасто, Т. Таммару и др. за полезную дискуссию.

1. Банникова В.П. Межвидовая несовместимость у растений. Киев: Наукова Думка, 1986. 232 с.
2. Свирижев Ю.М., Пасеков В.П. Основы математической генетики. М.: Наука, 1982. 512 с.
3. Смит Дж.М. Эволюция полового размножения. М.: Мир, 1982, /1978/. 272 с.
4. Bernstein H., Byerly H.C., Hopf F.A., Michod R.E. Sex and the emergence of species // J. Theor. Biol. 1985. Vol. 117, N 4. P. 665-690.
5. Grant V. Plant Speciation. 2nd ed. New York, 1981. 563p.
6. Grant V. The Evolutionary Process. New York, 1985. 499 p.
7. Kull K. Ristumise võimalikust osast varieeruvuse reguleerimisest // Schola biotheoretica, 11. Tartu, 1985. Lk. 61-67.
8. Kull K. Liikide tekkimisest sugulise sobimatuse teel // Schola biotheoretica. 13. Tartu, 1987. Lk. 25-29.
9. Parmasto E., Parmasto I. Meetriliste tunnuste liigisisese varieeruvuse ulatus ja selle bioloogiline tähendus // Schola biotheoretica. 11. Tartu, 1985. Lk. 56-60.
10. Petersen W. Indifferente Characterere als Artmerkmale // Biologisches Zentralblatt. 1904. Bd. 24, H. 13, 14. S. 424-473.
11. Stebbins G.L. The flowering of sex. A botanist's search for the origins of life's strangest habit // The Sciences. 1984. Vol. 24, N. 3. P. 28-35.
12. Wassersug R.J., Yang H., Sepkoski J.J., Raup D.M. The evolution of body size on islands: a computer simulation // The American Naturalist. 1979. Vol. 114, N 2. P. 287-295.
13. Williams G.C. Sex and Evolution. Princeton, 1975. 201 p.
14. Whyte L.L. Internal Factors in Evolution. London, 1965. 81 p.

SPECIATION AS RESULT OF BIPARENTAL REPRODUCTION

K. Kull

By V. Grant /5, 6/, discrete species are usually recognizable in sexually reproducing organisms, but are "conspicuously absent in many uniparental plant groups". We propose a mechanism and a mathematical model to explain this phenomenon. Using a natural assumption that in the case of genetically largely different gametes the effectiveness of producing progeny is lower than in more similar gametes, we have shown that if the initial genetic variability is sufficiently wide, the biparental reproduction will inevitably lead to speciation.

In the model proposed we investigate the transformations in the distribution of allele numbers in a population, considering single polyallele locus. $x_i(t)$ is the relative number of the gametes with allele i in generation t ; n is the number of different alleles (see Eq. 1). Equation 2 shows the order of the two main processes proceeding in a generation: mutation - M (see Eq. 3) and reproduction - R (see Eq. 5). Parameter m denotes the rate of mutation processes and w_{kj} the effectiveness of giving progeny by a pair of interacting gametes with alleles k and j . Alleles are arranged by the values of the quantitative character determined by this gene. It is assumed that mating will be possible in case the difference between the interacting gametes does not exceed the critical value a (see Eq. 4). Equation 6a shows the dependence of mating efficiency on the difference between the gametes. An alternative function (6b) had been used in a previous paper /7/ and similar results were obtained.

The results of two different computer experiments are given in the figure. In both cases (at the absence of mutations, $m=0$, and when mutations take place, $m=0.1$, $a=6$) the same initial distribution of relative allele numbers

(40 different alleles at the beginning) is transformed into three species with hiatuses between them (t being the generation number). The distributions obtained are almost stable. A similar result was obtained in the previous paper /7/ at different values of a and m .

A conclusion is drawn that the proposed simple mechanism of sympatric speciation by mating may be rather universal, but it is not easy to determine its quantitative role in real evolution (as usual in evolutionary mechanisms).

ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ДИСКОМИЦЕТОВ НА АДАПТИВНОМ ЛАНДШАФТЕ

Б. Кулман, М. Рахи

Аскомицеты имеют сравнительно простое морфологическое строение, однако среди них можно выделить также ряд сложных систематических групп. При разграничении родов и видов дискомицетов за основу берутся микроморфологические признаки апотеций и аскоспор. Новые таксономические виды описываются нередко на основе различаемости орнаментации спор под СЭМ у нескольких экземпляров. Очевидно, что малые выборки и пренебрежение популяционной изменчивостью могут привести к описанию большого количества необоснованных новых видов. Цель настоящей работы – на основе анализа приспособленности и путей эволюции оценить реальность 4I таксона родов *Aleuria*, *Melastiza*, *Lamprospora* и *Scutellinia*, которые по системе Денниса /13/ относятся к семейству Humariaceae, порядок Pezizales. Пути эволюции в данной работе понимаются, согласно Пааверу /10 : 167/, "как направления изменения признаков в сложном многомерном пространстве".

Гербарный материал собран из всех флористических регионов СССР, использованы также материалы из других гербариев.

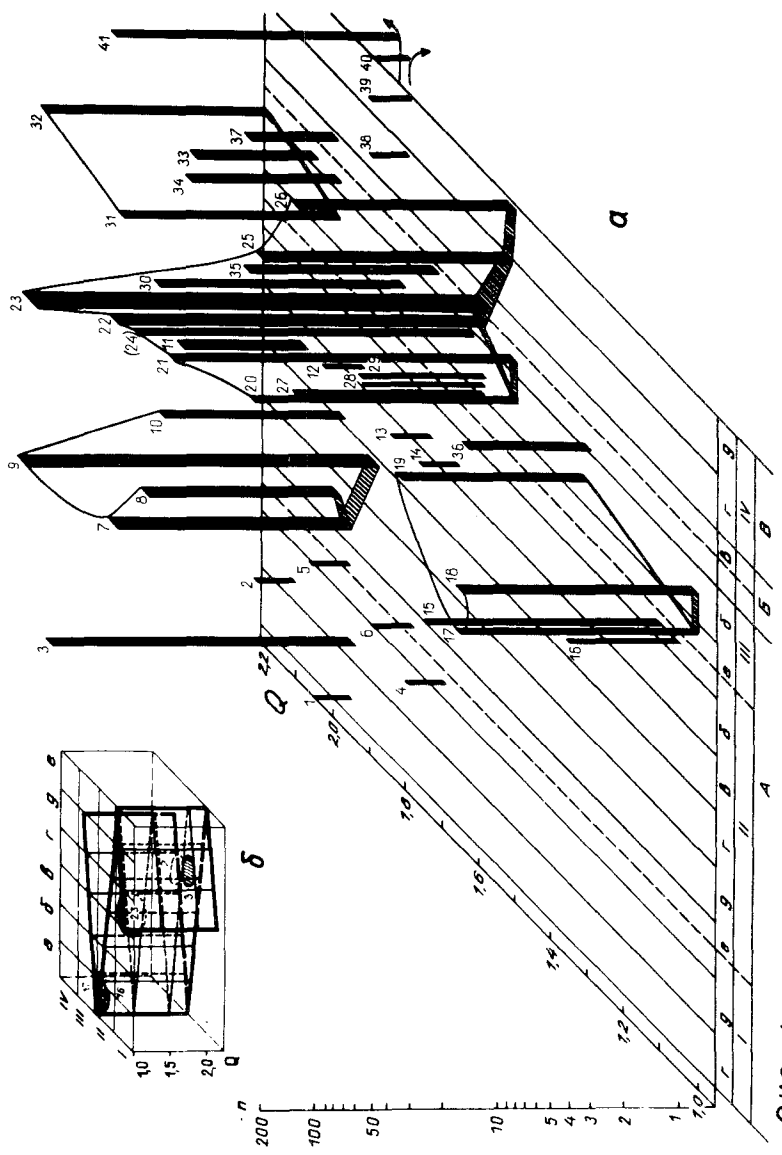
Учитывая экологическую, индивидуальную и географическую изменчивость, таксоны определяются последовательными комбинациями аллофенов трех признаков (тип волосков, тип орнаментации и размеры аскоспор). Структура таксона выявляется в совокупности непрерывно изменяющихся признаков в

трехмерном пространстве.

Дифференциацию строения волосков в пределах рода *Scutellinia*, а также в пределах ранее перечисленных родов, можно считать выражением морфофизиологического прогресса — микроарогенеза /4/. Зависимость между направлением изменчивости строения волосков и изменчивости остальных признаков комбинации позволяет установить направление морфологической эволюции в пределах родов. Для анализа этого предполагаемого направления использовались данные микроэволюции /4, 6/. Так, например, на Дальнем Востоке в резных биотипах в пределах локальных популяций представлены одновременно таксоны *Melastiza flavorubens* и *M. chateri*, у которых наблюдаются небольшие статистические различия в размерах спор и в типе орнаментации. При сравнении этих же таксонов европейского происхождения выясняется, что они встречаются в различных локальных популяциях и отличаются только по типу орнаментации. Таким образом, на Дальнем Востоке, видимо, произошла дивергенция по размерам спор и типу орнаментации, а в Европе — конвергенция по размерам спор.

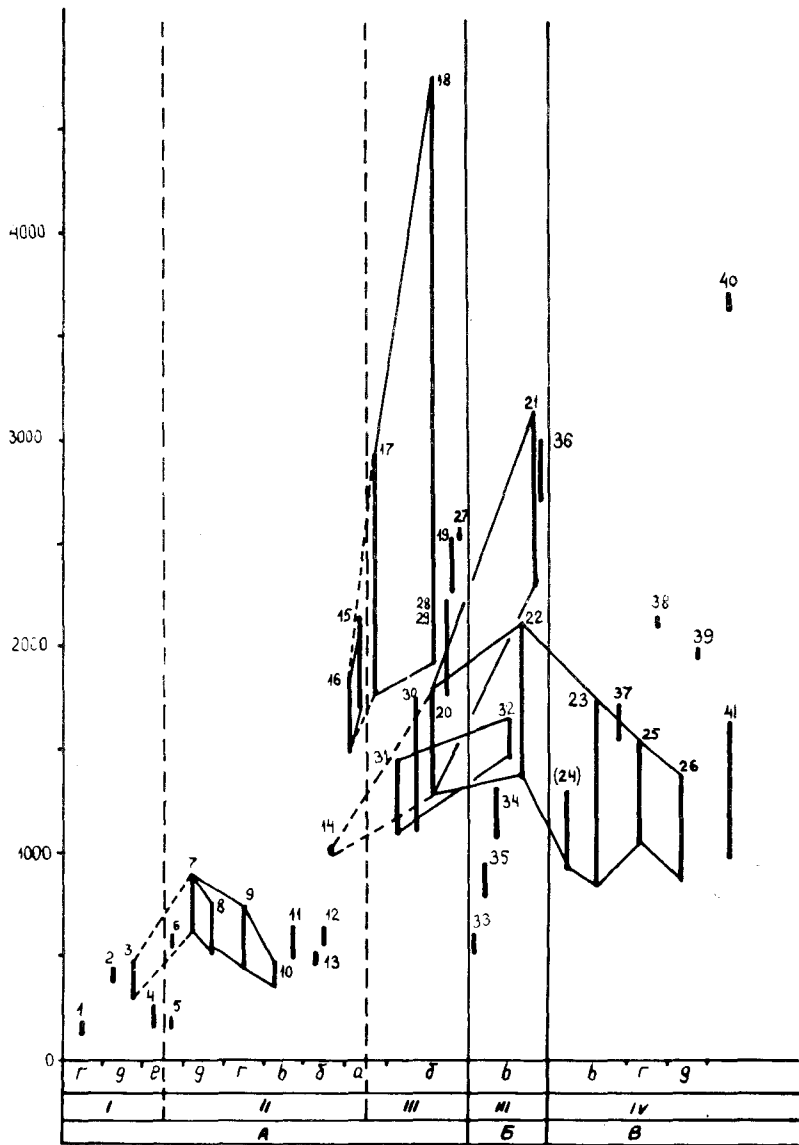
Для анализа изучаемого материала использован принцип адаптивного ландшафта, предложенный Райтом /21, 7/ и Левонтином /14/. В настоящей работе каждый таксон характеризуется комбинацией трех аллофенов и частотой встречаемости (число найденных экземпляров) — *n*. На этой основе можно построить карту адаптивного ландшафта, на которой наиболее приспособленные таксоны — благодаря ряду морфологических признаков — дают адаптивные пики. Из рис. 1а видно, что на адаптивном ландшафте доминируют *M. flavorubens* (9) и *S. scutellata* var. *scutellata* (23). Канализованность эволюции в роде *Scutellinia* от таксона 20 до 26 /4/ выражается как горный отрог адаптивного ландшафта.

Перечисленные роды выделяются на основе различия в строении волосков, покрывающих апотеции. Анализ строения волосков /4, 5/ позволяет предположить последовательность их возникновения: I — поверхностные гиалиновые, II — поверхностные пигментированные, III — укореняющиеся боковые,



PHC. 1

$V (MKM^3)$



PHC. 2

IV - укореняющиеся краевые. Если расположить роды в такой последовательности, то наблюдается непрерывная изменчивость, т.е. в пределах каждой группы проявляется тип волосков, присущий следующей группе. В пределах рода таксоны выделяются по типам орнаментации и размерам аскоспор. Последовательность типа орнаментации рода *Scutellinia* установленная в работе Кулман /4/, имеет вид: а - шиповатая, б - бугорчатая, в - бородавчатая, г - крупнобородавчатая, д - сетчатая. Добавляется еще тип орнаментации е - ребристая в роде *Melastiza* и *Aleuria*.

Если же роды расположить по последовательности возникновения волосков I-IV (рис. 1а), то будет наблюдаться инверсия в последовательности орнаментации аскоспор (на рис. 1а обозначена прерывистой линией между I/II и II/III). Заменяв ось ординат - используя только тип орнаментации - получим график 1б. Рассматривая в этой системе признаков виды отдельных родов, выясняется, что разделение видов на основе одного признака - типа волосков - приводит искусственно к отдаленному расположению видов, сходных по остальным признакам. Учитывая оказанное при анализе данных рис. 1 и 2, можно выделить последовательности таксонов между родами: 3 → 7, 16 → 17; 14 → 20. В пределах родов *Melastiza*, *Lamprospora* и *Scutellinia* существуют дивергирующие последовательности: 7 → 9 → 10; 7 → 8; 17 → 18; 17 → 19. В дальневосточных популяциях среди последовательностей 7 → 9; 15 → 16; 31 → 32; 20 → 26 установлена одновременная изменчивость величины и орнаментации аскоспор, а также строения волосков /4/.

В данной последовательности таксонов положительный фототропизм аскуса, гарантирующий выброс аскоспор в свободном направлении, уменьшается. Так, у *A. rhenana* (2) к свету поворачивается вся апотеция /15/, в то время как у *M. chaeteri* (7) и *S. scutellata* (23) чувствительными к действию света являются лишь выступающие части зрелых сумок /2/. Уменьшение фототропизма сопровождается сменой биотопа: гелио- и кальцифильные таксоны, растущие на вытоптанной по-

верхности открытой местности (А, I; 2; /II/), заменяются гелиофобами, растущими под пологом деревьев и растений (А, II; 7-10), на гнилой поверхности, болотах (А, III, б), в изгибах рек, богатых гумусом и остатками древесины (В, III, в), на разложившейся древесине (В, IV) и на голых стволах деревьев (В; 4I).

Гумусовые сапротрофы (А) растут исключительно на почве, а подстилочные сапротрофы (В) — как на гнилой древесине, так и на гумусовой почве, богатой остатками древесины. У них развитие строения волосков и орнаментации (рис. I и 2) сопровождается возникновением широкоэллипсоидальных и шаровидных спор ($Q = 1.0+1.5$; $V = 1500+4800 \text{ мкм}^3$), у которых масса и объем больше, чем у узкоэллипсоидальных ($Q = 1.8+2.2$; $V = 130+1600 \text{ мкм}^3$). Под действием тургора аскауса аскоспоры с большей массой в дальнейшем разбрасываются /I7/.

Поскольку у дискомицетов гимений не повреждается дождем и сумки на апотеции могут вполне функционировать в воде /I7, с. I72/, то споры могут переноситься текущей водой, что повышает вероятность попадания их на влажный субстрат и прорастания. Воздушные вакуоли и капли масла, наблюдаемые у аскоспор данной группы, уменьшают плотность и, тем самым, препятствуют оседанию на дно. Толстая оболочка, в свою очередь, повышает вероятность выживания в неблагоприятных условиях. Очевидно, что эти приспособления играют существенную роль при распространении путем разливов.

Рассматривая изменчивость признаков совокупности таксонов как отражение процесса эволюции, мы видим, что у центральных таксонов она непрерывная, и на этой основе можно описать главные пути их эволюции. На данном пути наблюдается уменьшение диаметра апотеции от 100 мм до 1 мм, а также увеличение относительной площади поверхности, производящей аскоспоры. Появление пигмента у волосков, покрывающих апотеции, сопровождается увеличением аскоспор с сетчатой орнаментацией (2; 3 → 7; 8). При шарообразных спорах появление укореняющихся волосков сопровождается увеличением аскоспор с шиповатой орнаментацией (I5; I6 → I7). Увеличе-

ние аскоспор продолжается с появлением бугорчатой орнаментации (17 → 18).

При эллипсоидальных спорах с появлением частично укореняющихся волосков увеличивается объем спор (12; 13 → 14). С возникновением укореняющихся волосков при бугорчатой орнаментации увеличивается объем аскоспор (14 → 20). Увеличение аскоспор продолжается с появлением бородавчатой орнаментации (20 → 22; 20 → 21).

Направление путей эволюции изменяется с дифференцировкой краевых волосков от боковых (22 → 23), что сопровождается переходом на новый субстрат (древесина) и в новые условия произрастания (лес), ксилосапротрофы (В) растут на древесине хвойных и лиственных пород. Дифференцировка волосков достигает нового уровня у *S. setosa* (41), когда длина боковых волосков больше половины диаметра апотеции и они образуют конус над апотецией, сохраняя более стабильный режим влажности и температуры над гимением, что способствует произрастанию на сухих голых стволах деревьев. При таком строении волосков утрачивается прежняя взаимозависимость между признаками - споры без орнаментации, почти гладкие.

Можно предполагать, что изменения признаков на путях эволюции гумусовых (А) и подстилочных (Б) сапротрофов привели к появлению комбинации аллофенов (22), которая и сделала возможным переход в более сухую среду (В). Отбор в данной нише обуславливает изменение только типа орнаментации аскоспор и расположения волосков (25 → 26; 38 → 39; 41). Объем (рис. 2) и эллипсоидальная форма аскоспор ($Q = 1.5 + 1.8$) остаются практически постоянными, т.е. в этой нише такая форма спор оптимальна. По аналогии с атмосферным аэрозолем /1, 9, 12/ можно отметить, что в воздухе скорость падения эллипсоидальных спор ($Q = 1.5 + 1.8$) ниже, чем широкоэллипсоидальных и шаровидных ($Q = 1.0 + 1.5$), что дает при воздушном распространении преимущество эллипсоидальным спорам. У гумусовых и подстилочных сапротрофов пути эволюции прошли в направлении более крупных и шаровидных спор, что способствует их распространению с дождевой и текущей водой.

Учитывая пути эволюции размеров и формы спор, можно предположить, что у ксилосапротрофов, многие из которых произрастают именно над поверхностью земли, приобретает большее значение воздушное распространение спор.

Следует отметить, что многие вопросы, связанные с трактовкой тех или иных признаков аскоспор (тип орнаментации, скорость оседания в воде и в воздухе и т.п.), остаются нерешенными из-за недостаточного количества экспериментальных работ.

Интересно добавить, что таксоны *A. aurantia* (3) и *M. chateri* (7), а также *S. heteroscuturata* (30) и *S. superba* (36) произрастают рядом.

Для *S. s. var. scutellata* (23) и *S. ampullacea* (21), а также *S. ampullacea* (21) и *S. subhirtella* (22) нами установлено отсутствие антагонизма: в культуре их гифы переплетаются и скорость радиального роста не изменяется. У (23), который представляет адаптивный пик, скорость роста в культуре по сравнению с соседними (21, 22) таксонами выше.

При изучении эволюции грибов существенную роль играет тип их размножения. Унипарентальность (гомоталлизм) дискомицетов функционально является самооплодотворением, т.е. происходит сексуальное соединение ядер, а также цитоплазмы одного и того же таллуса /19/. По Оливе /20/, указанный тип размножения у дискомицетов доминирует. У *Scutellinia scutellata* установлен гомоталлизм /16/, точнее автогамия /3/. Таллус изученных грибов является как в сексуальном, так и асексуальном цикле гаплоидным. Кариогамия - слияние мужского и женского ядра - происходит непосредственно перед зиготическим мейозом в сумке, и поэтому гетерозиготность может существовать только в зиготе. После этого образуются гаплоидные мейоспоры - аскоспоры. Мутанты, подвергавшиеся естественному отбору, складываются из двух источников: из мутаций, аккумулированных в ядре во время апикального роста, и из генных мутаций, возникших при зиготическом мейозе. Так как отсутствует аллельная интеракция, то изменчивость генотипа (мутации) унипарентальной линии и изменчивость гено-

фонда (рекомбинации тех же мутированных генов) бипарентальных дисконитетов подвергаются непосредственному отбору.

Учитывая все сказанное о системе размножения, можно сделать вывод, что предполагаемая последовательность таксонов в многомерном пространстве признаков, т.е. пути эволюции, отражает последовательность возникновения линии (Ahnenreihe). Очевидно, что такая реконструкция затруднительна, поскольку сохранились и доминируют лишь центральные линии наиболее успешных комбинаций аллофенов.

Кроме изменчивости, очертание скопления на адаптивном ландшафте в некоторой степени определяется и расчленением шкалы качественных признаков изученного материала. Расчленение скопления вокруг адаптивных пиков на таксономические виды весьма произвольное, и поэтому оправдано использование понятия эволюционирующего вида /6/ как более объемного (на рис. I он включал бы таксоны 20-23). Скопления на адаптивном ландшафте обусловлены различными темпами эволюции признаков /8/ и в некоторой мере применением типологического подхода, при котором экземпляры, выходящие за рамки "типичного", остаются неопределенными. На самом деле следить за ходом эволюции надежнее при наличии именно "промежуточного" материала. Поскольку на рис. I все экземпляры группы размещены по признакам, то им можно пользоваться как своего рода определителем таксономических видов. Для этого достаточно измерить лишь основные морфологические признаки, описывающие расположение данного экземпляра в системе координат. Таким же образом можно описывать новые таксоны (I0) и экземпляры с промежуточными признаками (I; 5; 6; I3).

В заключение можно сказать, что наблюдаемые линии происходят из гумусовых сапротрофов (А): $3 \rightarrow 7+I0$, $I4 \rightarrow 20+26$; $I6 \rightarrow I7$. Можно полагать, что развитие признаков сопровождалось переходом в новые экологические ниши (субстрат). В ходе адаптации к новому субстрату (древесина - В) развитие сапротрофных (вероятно, неантагонистических) линий привело к появлению альтернативных комбинаций аллофенов. Самые приспособленные из них образуют адаптивные пики. При

таксономическом подходе адаптивный пик рассматривается обычно как типовой вид рода, а скопление – таксономические виды вокруг адаптивного пика – как род. Учитывая генетические механизмы и изменчивость, более правдоподобным представляется рассматривать адаптивный пик и скопление вокруг него как единый, эволюционный вид.

Поскольку популяции изученных грибов состоят из гаплоидных особей и характер изменчивости популяции указывает на их унипарентальность, то они являются подходящими объектами для изучения путей эволюции.

1. Берлянд М.Е. Современные проблемы атмосферной диффузии и загрязнения атмосферы. М., 1975.
2. Ингольд Ц. Пути и способы распространения грибов. М., 1957 /1953/.
3. Камалетдинова Ф.И., Васильев А.Е. Цитология дискомицетов. Алма-Ата, 1982.
4. Куллман Б. Критический обзор рода *Scutellinia* (Pezizales) в Советском Союзе. Таллин, 1982.
5. Куллман Б.Б. Объем рода *Aleuria* Fuckel // Грибы и лишайники в экосистеме I. Рига, 1985. С. 79–81.
6. Куллман Б. Методы выяснения структуры групп пецицовых грибов. Гипотеза об эволюционирующем виде, охватывающем род *Scutellinia* // Проблемы вида и рода у грибов. Таллин, 1986. С. 91–100.
7. Левонтин Р.К. Адаптация // Эволюция. М., 1981 /1978/. С. 241–264.
8. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974 /1970/.
9. Мейсон Б.Д. Физика облаков. М., 1961 /1957/.
10. Паавер К.Л. Проблемы изучения эволюции как процесса в эволюционной морфологии // Журнал общей биологии. 1980. Том 41. С. 165–176.
11. Benkert D. Bemerkenswerte Ascomyceten der DDR. VII. *Aleuria rhenana* // Schriftenreihe Boletus. 1980. Heft 2. S. 33–38.
12. Buller A.H.R. Researches of Fungi. 1. Longmans, London.

1909. **Лит. по:** Gregory P.H. The Microbiology of the Atmosphere. **New York-Toronto**, 1973.
13. Dennis R.W.G. *Britisch Ascomycetes*. Stuttgart, 1968.
 14. Eldredge V. Evolutionary tempos and modes: A paleontological perspective // Godfrey L.R. (Ed.) *What Darwin Began*. Mass., 1985. P. 113-138.
 15. Elliott I.S. *Aleuria repanda* Pers // *Trans. Brit Mycol. Soc.* 1927. Vol. 12. P. 166-169.
 16. Gwynne-Vaughan H.C.I., Williamson H.S. The asci of *Lachnea scutellata* // *Ann. Bot.* 1933. Vol. 47. P. 375-384.
 17. Ingold C.T. Dispersal by air and water - the take-off // *Plant Pathol.* 1960. Vol. 3. P. 137-168.
 18. Moravec I. A new collection of *Aleuria cestrica* (Ell. et Ev.) Seaver from Bulgaria and comments to *Aleuria dalhousiensis* Thind et Waraitch // *Česká Mykol.* 1980. Vol. 34. S. 217-221.
 19. Müller E. Systemfragen bei Ascomyceten // *Beiträge zur Biologie niederen Pflanzen*. Stuttgart, 1977.
 20. Olive L.S. Genetics of homothallic fungi // *Mycologia*. 1963. Vol. 55. P. 93-103.
 21. Wright S. The roles of mutation, inbreeding, cross-breeding and selection in evolution // *Proc. Sixth Internat. Congr. Genetics*. 1932. P. 356-366.
- Stanley S.M. *Macroevolution. Pattern and Process*. San Francisco, 1979. P. 25.

EVOLUTION OF DISCOMYCETES ON ADAPTIVE LANDSCAPE

B. Kullman, M. Rahi

In the taxonomy of Ascomycetes the taxons are limited on the basis of the distinguishability of characters, without taking into account their variability. However, their haploidy (there exists zygotic meiosis: a population consists of homozygotic individuals), their dominating uniparentality and simple morphological structure make them suitable objects for the study of variability and natural selection.

In Figures 1 and 2 the genera *Aleuria*, *Melastiza*, *Lamprospora* and *Scutellinia* have been ranged according to the continuous variability of types of hairs I-IV (I - superficial hyaline, II - superficial pigmented, III - rooting lateral, IV - rooting marginal), covering the apothecium. In the limits of each group a hair type has evolved which presents itself in the following group. The 41 taxa of the genera are specified as combinations of the allophenes of the three morphological characters, i.e. types of hairs (I-IV), types of ornamentation of the ascospores (a - aculeate, б - tuberculate, B - verrucose, Г - macroverrucose, Д - reticulate, e - ridge-like) and measurements of the ascospores (Q - average ratio of spore length to spore width, V - spore volume).

According to the directed change of these characters (phenes) at a different speed there arise successive series - Ahnenreihe (Кулман, 1986) - which reflect the evolution of taxa in a multivariate space. The lines proceed from humus saprotrophs (A). The development of characters is accompanied by the transition to a new growth substrate (forest saprotrophs Б - xylosaprotrophs B). A comparison of the morpho-physiological differences of the spores of humus and forest saprotrophs with those of xylosaprotrophs reveals that the spores of the former have adapted themselves to

active release from the apothecium and dispersal in water, those of the latter accommodating themselves predominantly to air dispersal.

In Figure 1 the frequency of the taxon is regarded as a measure of fitness of the corresponding allophene combination. Having analysed the correlative links of the characters and their fitness, we got the adaptive landscape of the examined group which reflects the fitness of combinations in the course of evolution.

Ahnenreihe is expressed on Figures 1 and 2 as 3...7-10...20-26; 15-18; from which *A. aurantia* (3), *M. flavorubens* (9) and *S. scutellata* var. *scutellata* (23) dominate as adaptive peaks. The combinations of allophenes, grouped round adaptive peaks, have usually been treated as a genus, while the adaptive peaks are regarded as a type species of the genus.

The chart of the adaptive landscape can be used as a key, but it also enables to describe the samples whose characters fall between the existing taxa, e.g. No. 10. $A II e K = 1.98 \pm 0.02$ (6). Such material serves as a basis for more accurate reconstruction of evolutionary pathways.

ПОЛИТЕОРЕТИЧНОСТЬ СОВРЕМЕННОЙ БИОЛОГИИ И ПРОБЛЕМА ЕДИНОЙ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

Т. Лойт

В обсуждениях весьма широкого спектра философских и методологических вопросов эволюционной биологии уже некоторое время привлекает внимание один из аспектов в виде постановки задачи для разработки единой эволюционной теории. Постановка такой задачи может на первый взгляд показаться парадоксальной, поскольку после 1859 г. вся биология фактически развивалась как исследование явлений жизни на руководящей основе эволюционистского взгляда на живые существа, имеющего фундаментальную методологическую и теоретическую модель научного исследования, описания и объяснения живого в ее эволюционном "бытии" в виде теории Ч. Дарвина. Поэтому возникают вопросы: чем вызваны эти призывы к построению единой теории эволюции? В чем их действительный смысл? Не является ли постановка задачи для разработки единой эволюционной теории псевдопроблемой?

Чтобы разобраться в этих вопросах, следует прежде всего попытаться выяснить то, что, по сути дела, имеется в виду, когда говорят о единой теории эволюции. Анализ показывает, что мы имеем дело далеко не с однородной постановкой проблемы как по содержанию, так и по форме. В аспекте содержания можно выделить три основные точки зрения на то, что должна собой представлять эта единая теория эволюции. Во-первых, представление единой теории эволюции в качестве

всеобъемлющего, универсального учения о развитии всего известного нам мира от элементарных физических структур до человеческого общества, в котором биоэволюция является лишь одним из элементов, составной частью или ступенью. Во-вторых, единая теория эволюции в качестве интегративной системы описания и объяснения развития живого на основе совмещения существующих, в нынешней ситуации порою даже оппозиционных концепций биологической эволюции. В-третьих, понимание единой эволюционной теории как общей теории эволюции живого в качестве многоуровневой иерархической системы от молекулярного уровня до биосферы в целом на основе объединения воедино частных теорий эволюции на различных уровнях, микро- и макроэволюции, молекулярной эволюции и т.д.

По своей форме единая теория эволюции представляется также по-разному. Следует отметить, что на эту сторону дела в рассуждениях по единой теории эволюции обращается вообще гораздо меньше внимания, и высказывания в данном аспекте страдают еще большей неопределенностью. Тем не менее, и в этом плане можно говорить о целом спектре взглядов на единую теорию эволюции. На одном конце здесь стоит представление, сложившееся о ней в биологии. Это — в традиционном духе в качестве общего учения об эволюции, как соединение существующих знаний биоэволюции вообще от биогенеза до антропогенеза, что-то вроде традиционной общей биологии, но в данном случае в отношении развития живого мира. На другом конце выделяется представление в виде номотетической теории эволюции, построенной по образцу физических теорий, как строгой дедуктивной системы с унифицированным научным языком для теоретической реконструкции эволюционных явлений, исходя из минимума аксиоматики в виде фундаментальных понятий или принципов, даже из одного сущностного понятия или постулата /1, 2, 3, 4, 5, 6, 7/.

Разработка единой теории эволюции оценивается в общем как один из основных путей дальнейшего развития эволюционизма в современных условиях. При этом важная роль приписывается методологии. Само по себе обоснованно отмечается, что

постановка задачи дальнейшего развития современного эволюционизма в направлении более высокого уровня теоретико-концептуального единства и обобщающей силы, всеобщей необходимости, выдвигает целый ряд методологических вопросов, потребность в разработке методологии эволюционизма в ряде аспектов, которым до сих пор обращалось крайне мало внимания /см., напр., 5, 8/. Однако, при нынешнем состоянии проблемы возникает ряд вопросов, носящих, так сказать, метаметодологическую нагрузку, т.е. вопросов, направленных на сами эти методологические разработки, на определение их содержания и формы, их адекватности по отношению к поставленной проблеме, оправданности самой постановки проблемы, ее реального содержания, предпосылок и границ, условий мыслимости ее решения.

Для уяснения этих вопросов в качестве первого шага полезно попытаться разобраться в причинах возникновения проблемы.

Условно эти причины можно разделить на внешние и внутренние. Под первыми здесь имеются в виду обстоятельства, которые связываются главным образом с процессами, оцениваемыми в общем как современная революция в биологии. В этом аспекте в первую очередь следует указать на интенсивное "теоретическое" движение в современной биологии и возникновение на этой почве проблемы теоретического статуса биологического знания и его дальнейшего развития вообще, методологической и теоретической сущности и роли эволюционизма в частности /2, 3, 7, 8, 9/. Вторым побуждающим фактором возникновения проблемы единой теории эволюции, имеющим более широкий общенаучный характер, является расширение предметных областей эволюционизма. С одной стороны - вследствие интенсивного проникновения эволюционной идеи в сторону неживой природы: в биохимию, химию, космогонию и даже в атомную физику, а с другой - своего рода ренессанса биологического в сфере гуманитарной проблематики, выявления значения биологического аспекта не только для понимания генезиса человека как вида, его истории, но и, что сейчас наиболее важно, для

оптимального решения острейших проблем его нынешнего существования и дальнейшего развития, т.е. его настоящего и будущего как реального живого существа в его реальном естественно-историческом бытии.

Отмеченные процессы не ограничиваются расширением или усилением так называемого эволюционистского мировоззрения в современной науке о природе и человеке, просто расширением понимания о значении эволюционизма как одной из общих ориентаций современных естественных и социальных наук, одного из элементов общенаучной картины мира. В данном случае существенно обстоятельство, что расширение сферы влияния эволюционистского подхода сопровождается весьма широким применением методологических и теоретико-концептуальных средств описания и объяснения эволюционных явлений, разработанных в сфере биоэволюционных исследований, для эволюционного анализа как биохимических и химических процессов, распада и сохранения атомов, развития звездных систем, так и изменений социального поведения человека, его этического облика, типов мышления, развития науки и т.д. и т.п. Именно в этом обстоятельстве кроется одна из непосредственных причин возникновения задачи анализа и оценки эволюционной теории в качестве схемы исторического объяснения, ее "разрешающей силы", действительного содержания, временных и принципиальных ограничений, вычленения логических элементов и принципов общеэволюционистского характера и возможности построения единой теории эволюции с установкой на универсальность.

Здесь уместно отметить, что в расширении предметной области эволюционизма обнаруживается одна из сторон в развитии современной биологии, о которой в связи с "новейшей" революцией в биологии до сих пор мало говорилось, но которая, по сути дела, представляет собой одну из отличительных черт последней, является, так сказать, ее обратным измерением. Современная биологическая революция связывается обычно с "молекулярным переворотом" и происходящими вследствие этого качественными изменениями в характере биологического познания и знания. Действительно изменения, называемые современ-

ной революцией в биологии, начались и разворачиваются до сих пор главным образом на основе широкого применения в биологии в общем новых для нее методов из арсенала физико-химических и математических наук, кибернетики и т.д. Возникшую на этой основе сильную ориентацию (и переориентацию) биологического познания в направлении физики, химии, математики и системно-кибернетических областей знания не только на уровне эмпирического исследования, не только в виде научно-технической революции, но и на теоретико-концептуальном уровне и в области методологического сознания, можно считать первым и доминирующим, пока общего характера измерением современной революции в биологии. Однако революционирующие биологию процессы протекают намного сложнее, и для выражения их сущности это одно измерение явно недостаточно. Думается, что в общепознавательном аспекте суть современной революции состоит прежде всего в резком расширении логико-методологического и теоретико-концептуального базиса биологического познания и интенсивном увеличении его многообразия, в становлении многомерного, многоуровневого, разномасштабного познания живого с несколькими "идейными" центрами, словом - в узаконении феномена политеоретичности /10, 11/. Развитие современной биологии происходит одновременно, хотя и не в одинаковом темпе, в разных направлениях, носит многовекторный характер /12/. Однако в данном случае важно, что в этом процессе обогащается и перестраивается не только сама биология. Можно говорить о ее возрастающем воздействии на концептуальное и методологическое оснащение науки в целом, не только в области естествознания, но также математики и гуманитарных наук. Одним из проявлений сказанного служит обращение к концепциям, схемам и моделям эволюционных построений в биологии. Вместе с тем перед эволюционизмом встал ряд серьезных проблем по отношению к самому себе, одной из которых является проблема единой теории эволюции.

В данном отношении важно еще одно обстоятельство, связанное с политеоретизацией современного биологического познания. Дело в том, что в логико-методологической и теоре-

тико-концептуальной системе биологии, в ее парадигме наряду с эволюционистским подходом образовался ряд других существенных для познания живого подходов, принципов, моделей, схем описания и объяснения и т.д., в силу чего эволюционизм стал одной из руководящих основ, одним из "идейных центров" и интеграторов современного биологического познания. В этой связи возник ряд новых методологических проблем, в числе которых одной из важнейших можно считать проблему характеристики эволюционизма в качестве единой методологической и теоретико-концептуальной системы в соотношении с другими началами и ориентациями современного биологического исследования.

Под внутренними причинами возникновения проблемы единой теории эволюции мы имеем в виду обстоятельства, вытекающие из ситуации в самом эволюционизме. Здесь в первую очередь следует указать на заметный методологический и теоретико-концептуальный разноречивый. Современному эволюционизму характерно наличие множества различных представлений, подходов, схем объяснения, типов знания и т.д. в отношении материала, единиц, механизмов, путей, закономерностей и т.д. эволюции живого. Такой внутренний плюрализм эволюционного познания и знания не просто результат анализа разных сторон, проявлений, организационных уровней и т.д. исследуемого объекта с применением различных средств. Современный эволюционизм расколол "идейно" в понимании эволюции, ее сущности, причин, закономерностей и т.п. в виде принципиально различных, нередко взаимоисключающих концепций эволюции, как, например, концепции селекционизма и номогенеза, "нейтралистская" концепция, концепция "прерывистого равновесия" и др. Все это обусловило заметную неудовлетворенность положением дел в самом эволюционизме.

Эта неудовлетворенность усиливается тем, что даже в рамках в общем одинаковых концепций имеют место заметный разноречивый, логическая неясность, нередко просто терминологическая неразбериха при определении даже основополагающих понятий, принципов и закономерностей эволюции, ее факторов,

форм, единиц и т.д. В этом смысле современный эволюционизм оказался в парадоксальной ситуации: расширение и углубление разнообразных исследований по эволюции, успехи во многих специальных областях эволюционных явлений нередко сопровождаются ростом неясности, логической противоречивости, понятийной и терминологической путаницы, пороку просто ошибками по общим проблемам эволюционной теории.

Наконец, в круг "внутренних" факторов, активизирующих теоретическое и методологическое мышление в современном эволюционизме в направлении новых разработок и обобщений, следует включить также обстоятельство, что существующие концепции столкнулись с рядом проблем, не разрешимых на основе их наличных теоретических схем или требующих для этого введения ряда внешних допущений.

Проблема единой теории эволюции отражает реальную ситуацию в развитии современной биологии. Ее плодотворное решение предполагает разработку целого ряда методологических и теоретико-концептуальных вопросов. В числе последних немаловажное значение имеет возможно точное определение исходной платформы, уточняющей действительное содержание проблемы, а также условия мыслимости ее возможного решения, пути к этому. В данном плане следует в первую очередь указать на то, что вряд ли можно считать оправданной постановку задачи разработки единой теории эволюции в качестве универсального учения о развитии. Подобное учение предполагает уровень всеобщности и степень абстракции, которые фактически свойственны философским принципам и выступают в качестве всеобщей категориальной структуры мышления, непосредственно не связанной с конкретным научным материалом. Эволюционизм в подобной всеобщей форме по существу уже давно предстает скорее в виде определенной общей мировоззренческой ориентации, чем в виде действительной естественнонаучной теории. Прогрессирование его в направлении всеобщего учения о развитии вряд ли может добавить что-либо существенное к философским учениям о развитии, например, к материалистической диалектике. Такое может привести лишь к возрождению старой "эволюционной натур-

философии" в новой, более современной терминологической форме. Отмеченное проникновение эволюционного подхода в различные области естествознания свидетельствует об усилении эволюционистских элементов в общем мировоззрении современного естествознания, в общей естественнонаучной картине мира и парадигмах этих наук. В то же время предпринимаются попытки реализации общей эволюционистской ориентации на предметно-теоретическом уровне. В связи с этим, однако, следует указать на одно весьма существенное обстоятельство. Попытки реализации общего эволюционного подхода во многих случаях осуществляются путем прямого применения уже готовых теоретических схем и концептуального аппарата описания и объяснения эволюционных явлений и процессов, например, принципов дарвиновской теории эволюции. Здесь нет необходимости приводить общие аргументы против механического переноса теоретических схем, принципов и т.п. из одной конкретной области в качественно иной контекст. История эволюционизма не раз доказывала несостоятельность подобной практики. Не иначе обстоят дела и в наши дни. Так, в критике попыток С. Тулмина использовать дарвиновскую теорию изменчивости и естественного отбора для объяснения развития науки обоснованно указывается, что в чужом контексте дарвиновские термины превращаются просто в уклужие метафоры, что сама теория эволюции в биологии не имеет смысла без соответствующего эмпирического содержания /13, 14/. Приведенное полностью относится также к попыткам применения дарвиновских принципов для описания и объяснения распада и сохранения атомов, звездных систем, психологии творчества и т.п. /см. 15/. Все сказанное приводит к заключению, что для биологии постановка проблемы единой теории эволюции имеет научный смысл только в плане задачи дальнейшего развертывания теоретико-концептуальных средств в качестве именно биоэволюционной теории в контексте современного биологического познания и знания.

Вторая общего порядка предпосылка для определения направления логико-методологической и теоретико-концептуальной работы в стремлении к единой теории эволюции состоит в

учете того, что по существу эволюционная теория носит синтетический характер. Теоретический образ эволюции является фактически итогом знаний и понимания жизненных явлений и процессов на широком фронте биологических исследований, зависит не только от состояния самой эволюционной биологии, но и (если воспользоваться определениями Э. Майра) от состояния в области функциональной биологии. Вполне обоснованно на указанный вопрос обращает внимание А.И. Алешин, подчеркивая важность вытекающего отсюда заключения об исторической конечности и изменчивости концептуальных и эмпирических оснований эволюционной теории, ее принципиальный незавершенный характер /16/.

Учет данного обстоятельства служит необходимой предпосылкой не только для адекватной оценки наличных эволюционных концепций. По нашему мнению, оно к тому же позволяет определить реальное мыслимое содержание возникшей проблемы единой теории эволюции, возможные пути ее решения, а также место и значение работы рассматриваемого направления в общей исторической динамике развития эволюционно-теоретических представлений. Прежде всего напрашивается вывод о том, что разработка единой теории эволюции имеет реальный смысл только в виде очередного синтеза эволюционного знания путем углубления эволюционных концепций и их определенной перестройки соответственно новому эмпирическому материалу, а также сдвигами в логико-методологической и теоретической системе современного биологического познания и знания. Необходимость нового синтеза в эволюционной теории на широкой базе современного биологического знания подчеркивается все чаще и настойчивее /4, 5, 6, 16, 17, 18, 19/. В истории современного эволюционизма это, по сути дела, третий синтез. Первый синтез, который может быть назван основополагающим, был осуществлен Ч. Дарвиным. По меткой характеристике И.И. Шмальгаузена, в дарвинизме эволюционная теория осуществила синтез всех биологических знаний, а в форме дарвинизма эволюционное учение выходит на самостоятельный путь развития синтетической дисциплины, наиболее широко охватывающей данные

биологических наук /20, с. II/. Второй широкий синтез, т.н. новый синтез, состоялся в 30--40-е гг. текущего века. Реализация выдвинутой в 70-е г. задачи синтеза эволюционных знаний наших дней представляет собой третий, так называемый ультрановый синтез или вторую фазу нового синтеза, как указывают некоторые авторы. И этим, разумеется, научный синтез в области эволюционной биологии не завершается. Данный этап означает очередной шаг в развитии эволюционной теории, подготавливающий новый плацдарм для дальнейшего наступления на тайны эволюции. Для более наглядной трактовки отмеченного аспекта в исторической динамике эволюционных представлений можно предложить пульсационную модель развития, в которой периоды расширения, экстенсивного развития знаний, чередуются со сжатиями, периодами интенсивного объединения и обобщения, синтезом, развитием знания вглубь.

На пути к такому "ультрановому" синтезу осязаемых результатов пока не достигнуто. Он остается еще проблемой. Трудности решения вопроса связаны не только с обстановкой в области специального предметно-научного знания; они во многом связаны с особенностями той общей гносеологической ситуации, которая образовалась в развитии современного биологического познания и которую не миновал также эволюционизм. Наиболее существенны из них: 1) многоуровневость биологических исследований, отражающая реальную структуру организации живого /многоуровневыми предметами исследования являются как живая форма материи вообще, так и все ее отличительные свойства и явления, в том числе также эволюция/; 2) превращение жизни в объект общенаучного исследования, который делится на типологически несходные предметные области и в котором встречаются исторически сложившиеся типологически несходные подходы, методы, способы организации знания, описания и объяснения; 3) утверждение в биологии характерной для современной науки в целом тенденции к многомерному видению объектов исследования вместе с признанием закономерности множественности форм добывания знания в науке и множественности, типового и организационного (языкового) многообразия теоретико-

-концептуальных схем воссоздания одного и того же объекта (феномен политеоретичности). В силу указанного, проблема синтеза в области эволюционного знания в наши дни стоит не просто как задача обобщения и объединения разнообразного нового эмпирического материала (синтез фактов), но и как задача методологического и теоретического синтеза (синтез теорий).

На указанном пути ждут решения многочисленные вопросы разнородного порядка. Наиболее значимым является определение исходной фундаментальной теоретико-концептуальной платформы, парадигмы современных эволюционных представлений. В нынешней ситуации на острие стоит вопрос о том, может ли в качестве теоретического исходного ядра для современного эволюционизма служить дарвиновская схема в виде синтетической теории эволюции, рожденной полвека назад в результате "нового синтеза", либо требуется создание эволюционной теории на принципиально иных основаниях. По рассматриваемому вопросу происходят острые дискуссии, разделяющие "теоретический мир" современного эволюционизма на противоборствующие лагеря.

Несмотря на осознание необходимости синтеза в современном эволюционизме, как и во всем биологическом познании, пока что господствующими остаются центробежные силы. Требования к синтезу носят скорее декларативный характер, а предпринятые попытки их осуществления не дали реальных результатов. Обусловлено это во многом крайне слабой разработанностью адекватной современной ситуации политеоретичности методологических принципов обобщения, объединения и соорганизации знаний в единую систему, т.е. синтеза знаний. Ситуация, когда политеоретичность следует трактовать не как преходящее состояние, а, скорее, как норму современного биологического познания и его дальнейшего развития, заставляет смотреть на проблему создания общей теории в ином, нетрадиционном аспекте. Речь идет не о возможности или невозможности исследования многостороннего гетерогенного явления, а о возможности получить целостное научно-теоретическое изображе-

ние объекта путем синтеза различных его представлений, полученных в разных научных дисциплинах. Такая целостность не может быть представлена как сумма частей, как сведение воедино различных "биологических уровней". Проблема единой теории эволюции - это проблема синтеза различных уровней описания "эволюционной действительности". Анализ подобных ситуаций в науке показывает, что общим условием объединения в одну систему разносторонних знаний об объекте служит определенная перестройка этих знаний, для чего нужна разработка "двойного знания". Во-первых, представление об объекте в виде специальной, созданной на методологической плоскости знания модели объекта в целях синтеза разных знаний, которую Г.П. Щедровицкий предлагает называть конфигуратором /21, с. 92/ и которая обосновывает и объясняет существующее разнообразие знания об объекте. Во-вторых, разработка системы принципов, понятий, процедур и т.п. переходов между различными представлениями и знаниями, образующих связующую интертеоретическую структуру разнообразного и многоуровневого знания.

1. Ильин А.Я., Смирнов И.М. Проблемы развития и теория эволюции // Философские проблемы биологии. М., 1973. С. 128-138.
2. Карпинская Р.С., Лисеев И.К. Методологическая роль эволюционной теории в современной биологии // Философия в современном мире. Философия и теория эволюции. М., 1974. С. 254-292.
3. Лойт Т.В. Проблема перестройки концептуального базиса современного биологического знания и выявление теоретико-методологической сущности эволюционной идеи // Уч. зап. Тартуского гос. ун-та. 1977. Вып. 404 : Труды по философии. Т. 19. С. 3-25.
4. Красилов В.А. На пути к единой эволюционной теории // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 170-171.
5. Крисаченко В.С. Эволюционизм в современной биологии: состояние и тенденции развития // Методологические проблемы

- эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 171-173.
6. Мейен С.В. Будущее эволюционной теории - продолжение синтеза // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 173-175.
 7. Югай Г.А. Общая теория жизни. М., 1985. 256 с.
 8. Карпинская Р.С. Биологический эволюционизм и философия биологии // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 88-90.
 9. Алешин А.И. Методологические проблемы теоретического исследования в биологии. Горький, 1973. 184 с.
 10. Лойт Т.В. К вопросу о сущности современной революции в биологии // Социальная детерминация познания. Тарту, 1982. С. 102-106.
 11. Лойт Т.В. Политеоретичность - переходное состояние или эпистемологический идеал современного биологического знания? // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 94-96.
 12. Юдин Б.Г. Эволюционизм как ориентация биологического познания // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 156-158.
 13. Cohen L.J. Is the Progress of Science Evolutionary? // The Brit. Jour. for the Philos. of Sci. 1973. Vol. 24, N 1. P. 47.
 14. Вихалемм Р.А. Дилемма "априорной рациональности" и "историографического позитивизма" в западной философии науки // Вопросы философии. 1982. № 8. С. 55-65.
 15. Няпинен Л. Об использовании терминологии дарвинизма в современном математическом естествознании // Вопросы современного дарвинизма. Тарту, 1983. С. 90-101.
 16. Алешин А.И. Эволюция как объект теоретического знания // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 118-120.
 17. Паавер К.Л. Проблемы целостного изучения процесса эволюции // Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980. С. 32-36.
 18. Каллак Х.И. О научном наследии Дарвина // Вопросы современного дарвинизма. Тарту, 1983. С. 26-35.

19. Завадский К.М., Галл Я.М. И.И. Шмальгаузен и современный синтез в дарвинизме // История и теория эволюционного учения. Л., 1974. Вып. 2. С. 10-17.
20. Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. М., 1946.
21. Щедровицкий Г.П. Синтез знаний: проблемы и методы // На пути к теории научного знания. М., 1984. С. 67-109.

POLYTHEORETICAL NATURE OF MODERN BIOLOGY
AND PROBLEM OF UNIFIED THEORY OF EVOLUTION

T. Loit

Several causal explanations may be given to the rise to the fore of the problem of the unified theory of evolution in modern biology. Conventionally those causes may be divided into the external and internal ones. The first-mentioned are mainly determined by the cognitive situation which has formed owing to the "most recent" revolution in biology. In the first place there belong: 1) high theoretical activity taking to the cropping up of the problem of the theoretical state of biology as a whole; 2) widening of the domain of the subject-matters of evolutionism expressed by the increasing use of the evolutionary approach in the physico-chemical branches of science, in the sphere of humanities, accompanied with the application of the conceptions of bioevolutionary theories; 3) polytheoretization of contemporary biology, evolutionism becoming only one of the theoretical grounds and integrators of biological knowledge.

It was the situation in evolutionism that created the internal preconditions of the emergence of the problem of the unified theory of evolution. In connection with that we must refer to 1) the methodological and theoretico-conceptual variability reflected in the existence of different, rather often excluding each other conceptions of evolution; 2) considerable obscurity, illogicality and very

often inconsistency in the use of terminology, even in the fundamental notions, principles and laws of evolution, its factors, forms, units etc. in the framework of principally similar evolutionary conceptions; 3) the existence of a number of evolutionary problems that cannot be solved by the help of the known theoretical schemes of the existing conceptions of evolution.

The problem of the unified theory of evolution reflects the actual situation in modern biology. To solve it a number of methodological and theoretico-conceptual questions should be studied. Among these the determination of the initial foundations of the problem, the actual gist of it and real conditions for its possible solution are not of little importance. In accordance with that it should be stressed that 1) the elaboration of a unified theory of evolution will be scientifically founded in the form of a bioevolutionary theory only; 2) due to the synthetic character of the evolutionary theory, its further progress in the conceptual unity and generalizing force can take place only through a new synthesis of evolutionary knowledge on the basis of the latest empirical material and theoretical situation in biology. It would be the third, so-called "super-modern" synthesis in evolutionism; 3) in the conditions of polytheoreticity this synthesis would mean the unification into one system of various knowledge, different levels of "evolutionary reality". To bring it into effect a certain reorganization of this knowledge and the elaboration of the intertheoretical structure of the rich and multi-level biological knowledge are necessary, it means that in several aspects the problem of the synthesis demands metatheoretical approach.

СТРУКТУРА ЕСТЕСТВЕННОЙ ЭЛИМИНАЦИИ И ЕЕ СООТНОШЕНИЕ С ЕСТЕСТВЕННЫМ ОТБОРОМ

Р. Мянд

С тех пор, как биологам стало ясно, что элементарными единицами существования и эволюционирования видов являются популяции, интерес биоморфологов тоже склонился к изучению внутривидовой изменчивости морфологических признаков организмов. Тем самым биоморфология заняла важное место среди наук, в центре внимания которых находится микроэволюция. Уже создателями синтетической теории эволюции было показано, что размах и характер внутривидовой изменчивости организмов являются важными групповыми признаками, подверженными действию естественного отбора /18, 22, 23, 32 и др./. Изучение закономерностей морфологической изменчивости позволяет нам открыть и описать самые элементарные явления и механизмы дифференциации и эволюционирования биологических популяций. Первые такие работы известны уже с конца предыдущего столетия, например, классическое исследование Х. Бампуса /30/ о домашнем воробье, на которое в качестве типического примера стабилизирующего отбора часто ссылаются до сих пор. Весьма основательно проанализировал возможности и перспективы использования данных о внутривидовой морфологической изменчивости организмов для решения эволюционных проблем А.В. Яблоков /24/. В разработке теоретических и методологических принципов особого синтетического направления эволюционной и экологической морфологии

- популяционного направления - огромная работа проделана С.С. Шварцом /19, 20/, А.В. Яблоковым /24, 25, 26, 27, 28/, К.Л. Паавером /10, 11, 12, 13/ и У. Боком /29/. Несмотря на непрерываемые достижения популяционной морфологии, необходимо дальнейшее уточнение и совершенствование ее методологических основ. Одним из таких вопросов, недостаточно разработанных с позиций современных представлений, является соотношение естественной элиминации с естественным отбором и динамикой морфологической изменчивости популяции.

Вопрос о различных формах элиминации и борьбы за существование обсуждался Л. Плате /35/, И.И. Шмальгаузенем /22, 23/, С.А. Северцовым /16/ и др. Самое основательное учение о естественной элиминации, о ее формах и типах, о ее соотношении с естественным отбором было разработано И.И. Шмальгаузенем в первой половине нашего столетия /22, 23/. Последующие авторы общих трактовок и учебников синтетической теории эволюции относительно мало уделяют внимания этому важнейшему вопросу. Обычно оперируют терминологией и понятиями, разработанными создателями математической теории естественного отбора. При этом термин "элиминация" понимается в несколько ином, более узком смысле, чем Шмальгаузенем, а именно: в смысле элиминирования определенных аллелей из популяции. С точки зрения частной теории такая трактовка безупречна. Но ситуация осложняется, когда имеем дело с изучением реальных природных популяций. Несмотря на хорошую разработанность, ясность и логичность математической теории естественного отбора, ее применение для измерения эффективности отбора или приспособленности реальных природных популяций до сих пор связано с почти непреодолимыми трудностями. Например, Р. Левонтин /2, с. 241/ пишет: "До сих пор никому не удавалось с достаточной точностью измерить суммарные приспособленности генотипов ни по одному локусу, ни у одного вида и ни при каких внешних условиях в природе". Причина этого, конечно, давно известна, так как "отбор действует прямо на фенотип и только косвенно на лежащие в основе этого гены. Поэтому между прямым действием отбора и

последующим изменением частоты генов лежит целый комплексный ряд событий, посредством которых действие генов превращается в фенотипические признаки" /31/. Более того, И.И. Шмальгаузен /23, с. 101/ правильно писал: "Естественный отбор является процессом, обратным по отношению к элиминации, однако только по отношению к избирательной элиминации, да и то с известными оговорками. Поэтому острота элиминации ни в какой мере не определяет интенсивности естественного отбора. Это создает трудности для учета реальных интенсивностей отбора в природных популяциях".

Согласно синтетической теории эволюции, естественный отбор понимается как дифференцированное размножение особей, различающихся по каким-либо наследственным особенностям. В то же время естественный отбор имеет две стороны. Первая из них — это дифференцированная начальная продукция потомства. Вторая — избирательная естественная элиминация начального потомства до достижения им половой зрелости. Таким образом, в конечном счете адаптивность особей определяется не только начальной их плодовитостью, но и дифференцированной конечной плодовитостью.

Итак, хотя естественная элиминация — не единственная сторона отбора, в реальных популяциях естественный отбор и естественная элиминация тесно взаимосвязаны. Более того, естественная элиминация — именно то явление природы, с которым в первую очередь соприкасается полевой биолог, в том числе и популяционный морфолог, интересующийся закономерностями и механизмами естественного отбора и микроэволюционного процесса в целом. Тем не менее, надо возможно точнее определить соотношение естественного отбора с элиминацией.

Учение И.И. Шмальгаузена об естественной элиминации имеет бесспорную ценность прежде всего с точки зрения биолога, изучающего реальные популяции, так как оно обращает внимание на разные типы и формы элиминации и их возможные микроэволюционные последствия. Однако при описании главных принципов учения обнаруживается некая непоследовательность. Например, в одной работе он различает общую, индивидуальную,

возрастную, прямую и косвенную элиминацию /22/, в другой же - общую, индивидуальную, семейную и групповую элиминацию /23/, причем разные формы сосуществуют в очень разнообразных комбинациях. Данную классификацию критиковал А.С. Северцов, указывая на то, что система И.И. Шмальгаузена необоснованно объединяет формы соревнования и формы элиминации /15/.

Главной осью учения И.И. Шмальгаузена является различие двух главных форм элиминации - общей элиминации, которая имеет случайный, иногда массовый характер, и, как правило, не имеет микроэволюционного значения, и избирательной, или индивидуальной элиминации, которая служит основой естественного отбора. Такое же разделение элиминаций на две самостоятельные части перенесено в работы А.В. Константинова /1/, А.С. Северцова /15/ и некоторых других эволюционистов. Данный подход слишком акцентирует противоположность, альтернативность указанных двух форм элиминации. На деле избирательная элиминация является не противоположностью общей элиминации, а лишь одной из статистических сопродуктов естественной элиминации - типичного вероятностного процесса. Объектом элиминации в самом общем смысле является особь как целое, а мерой элиминации - ее интенсивность, выраженная как отношение истребленных особей к общему числу появившихся на свет особей какой-нибудь свободно выбранной группы. В то же время, говоря об избирательной элиминации, равно как и об естественном отборе, всегда надо иметь в виду отдельные признаки. Правильно отмечает, например, А.В. Яблоков: "Элиминация, устраняя в конечном итоге особи, или лучше сказать, - целые онтогенезы, всегда будет иметь точкой приложения отдельные признаки. Это значит, что при самом сильном давлении отбора по одному признаку или группе признаков, изменчивость по другим признакам может быть и не затронута" /24, с. 287/. Итак, объектом избирательной элиминации, как и естественного отбора, служит отдельный признак, а ее мерой - коэффициент селекции (или коэффициент отбора), показывающий относительную истребляемость рассматри-

ваемой формы по сравнению с альтернативными формами. При этом коэффициент селекции какого-либо признака почти не зависит от интенсивности элиминации. Это отмечает уже И.И. Шмальгаузен: "Интенсивная элиминация, при прочих равных условиях, конечно, обеспечивает большую эффективность естественного отбора, если эта элиминация имеет избирательный характер. Однако элиминация может иметь и неизбирательный характер, а ее избирательное значение может не находиться в прямой связи с ее интенсивностью" /23, с. 99/.

Очевидно, что сам И.И. Шмальгаузен адекватно понял действительное соотношение сформулированных им форм естественной элиминации. Однако, свои принципы он сформулировал еще тогда, когда вероятностное мышление не было окончательно усвоено биологами, особенно полевыми биологами. Позднее необоснованно малое рассмотрение его взглядов, часто вне общего контекста, породило тенденцию к их упрощенной интерпретации, что повлекло за собой переоценку одних и недооценку других факторов элиминации некоторыми исследователями природных популяций. При этом понятно, что учение об элиминации является полезным "орудием" особенно для исследователей реальных популяций и, следовательно, оно нуждается в подробном рассмотрении.

Автором настоящей статьи проводятся популяционно-морфологические исследования птиц. В этой связи возникли некоторые мысли, касающиеся естественной элиминации. Естественная элиминация является комплексным экологическим фактором, имеющим два особых свойства: мультифакторность и гетеростадийность /9, 34/. Подобная трактовка не претендует на замену учения И.И. Шмальгаузена и не содержит каких-либо новых открытий, но лишь позволяет лучше акцентировать некоторые существенные с точки зрения "обыденной работы" популяционного морфолога аспекты. В наших исследованиях такая трактовка оказалась методологически удобной и целесообразной.

Мультифакторность действия естественной элиминации заключается в том, что она является суммарным результатом

разносильных и разнонаправленных влияний множества элементарных факторов элиминации. Сравнение относительных значений различных элементарных факторов естественной элиминации у птиц показало, что элементарные факторы можно условно разделить на две группы. 1) Автогенные, т.е. факторы, обусловленные внутренними свойствами самих организмов и хотя бы частично предопределенные генетическими механизмами или физиологией размножения родительских организмов (неоплодотворенность яиц, гибель зародышей, неудачное вылупление, дефекты развития у молодых птиц и пр.). Удельный вес отдельных автогенных факторов в естественной элиминации птиц сравнительно невелик (1-10%) и мало варьирует во времени и пространстве. 2) Экзогенные, т.е. факторы внешней среды (хищничество, утопание и оставление гнезд, эпизоотии и пр.). Удельный вес отдельных экзогенных факторов носит весьма нестабильный характер (варьирует от 0 почти до 100%). Поэтому элиминация, вызванная экзогенными факторами, может нередко стать массовым явлением.

На большом материале изучалось избирательное воздействие различных факторов элиминации на некоторые морфологические признаки птичьих яиц. По нашим данным, не обнаружено существенного избирательного эффекта разграбления гнезд и гибели зародышей или гнездовых птенцов на размеры и форму яиц, если предварительно было элиминировано влияние возрастных различий особей /3, 4, 5, 9/. Зато в 1973 г. утопленные яйца оказались в среднем меньше остальных. Среди "тухлых" яиц большой синицы было относительно больше яиц с экстремальной формой и плотностью рисунка скорлупы, чем среди остальных /9/. Повышенная элиминация неполно пигментированных яиц полярной крачки была обусловлена неоплодотворенностью яиц, гибелью зародышей во время насиживания и вылупления птенцов в первые дни жизни, а не хищничеством или утопанием яиц /6/.

Итак, разные элементарные факторы элиминации могут воздействовать на морфологические признаки с различной интенсивностью и разнонаправленно или же неизбирательно. На

примере птиц выявлено, что автогенные факторы элиминации участвуют главным образом в элиминировании отдельных экстремальных морфотипов из популяции. Экзогенные факторы действуют преимущественно неизбирательно, или же отбор настолько слабый, что традиционные методы не в силах его установить. Бросается в глаза относительно небольшое избирательное значение тех факторов элиминации, интенсивность которых высока. При этом уместно вспомнить, что И.И. Шмальгаузен писал /23, с. 100/: "...особо интенсивная элиминация лишь редко имеет явно избирательный индивидуальный характер. С другой стороны, весьма эффективная, строго индивидуальная элиминация достигается иногда при ничтожной ее интенсивности". Тем не менее, нельзя недооценивать значение массовой элиминации. Результаты наших исследований показывают, что, например, массовая, кажущаяся неизбирательной элиминация птичьих яиц может посредством дифференцированного возобновления кладок обладать скрытым избирательным эффектом в отношении морфологических признаков яиц /5, 7/.

Поскольку различные факторы элиминации могут по-разному воздействовать на один и тот же признак, то один и тот же фактор также может оказывать разное влияние на различные признаки. При этом нельзя ни на минуту забывать о том, что многие признаки находятся друг с другом в коррелятивных и аллометрических соотношениях, вследствие чего изменение одних признаков часто влечет за собой и изменение других. На данный факт обратил внимание, например, Э. Майр: "...фенотип представляет собой компромисс, возникающий в результате всех давлений отбора, и некоторые из этих давлений направлены в противоположные стороны... Это представляется достаточно очевидным, но об этом часто забывают при рассмотрении отбора" /33, с. 127-129/.

Второе существенное свойство естественной элиминации - ее гетеростадийность, которая заключается в том, что комплекс элементарных факторов элиминации, их суммарная интенсивность и избирательное действие могут быть неодинаковыми на различных этапах онтогенеза. Давление естественной эли-

минации имеет периодические максимумы, т.н. критические периоды.

Исследовалась естественная элиминация яиц большой синицы и сизой чайки на отдельных стадиях онтогенеза. У большой синицы в среднем больше птенцов вылуплялось в тех кладках, которые содержали яйца в среднем большого диаметра, более продолговатой формы, меньшей полноты, со средней плотностью рисунка и более равномерным его распределением и в которых не было яиц с инверсиями рисунка. Смертность птенцов не оказывала существенного избирательного эффекта на средний морфотип яйца. Зато смертность после оперения была самая большая в тех выводках, которые вылупились в среднем из более крупных (более длинных) яиц. У сизой чайки существенной избирательной элиминации в эмбриональной стадии онтогенеза не обнаружено. В птенцовой стадии выявлена слабая избирательная элиминация в пользу более длинных яиц.

Понятие "гетеростадийность" хорошо охватывает также явления возрастной /22/ и сезонной элиминаций /15/.

Резюмируем. На особи популяции оказывает постоянное воздействие естественная элиминация. В отношении отдельных признаков она может иметь избирательное влияние, которое при наследуемости признаков является одной из составных частей естественного отбора. Интенсивность и избирательный эффект воздействия разных факторов элиминации на различные признаки варьируют в различных стадиях онтогенеза. Для оценки адаптивной ценности структурных признаков организмов недостаточно исследования избирательной, в отношении этих признаков, элиминации в один ограниченный период онтогенеза. Для этого требуется выяснение связи этих признаков с суммарной конечной продукцией потомства.

Наконец, уместно вспомнить американских ученых О. и Д. Солбригов /17, с. 51/, которые рельефно выдвигают актуальность популяционных исследований: "... теория естественного отбора служит в настоящее время путеводной нитью и стимулом для создания более частных гипотез. Только после то-

го, как различные аспекты поведения отдельных особей и популяций будут поняты и обобщены, теория естественного отбора станет подлинно прогностической теорией".

- I. Константинов А.В. Основы эволюционной теории. Минск. 1979.
2. Левонтин Р. Генетические основы эволюции / Пер. с английского. М., 1978.
3. Мяндр Р. О влиянии естественной элиминации на размеры и форму яиц сизой чайки // Изв. АН ЭССР. Биология. 1980. Т. 29, № I. С. II-19.
4. Мяндр Р.А. Влияние естественной элиминации на размеры и форму яиц сизой чайки // Экология и охрана птиц. Кишинев. 1981. С. 160.
5. Мяндр Р. О влиянии естественного отбора на фенотип яиц птиц // Вопросы современного дарвинизма. Тарту. 1983. С. 79-89.
6. Мяндр Р. Естественная элиминация нормальных и не полностью пигментированных яиц полярной крачки // Изв. АН ЭССР. Биология. 1984. Т. 33, № I. С. 7-14.
7. Мяндр Р. Неизбирательная элиминация яиц обыкновенной чайки и возобновление кладок // Изв. АН ЭССР. Биология. 1984. Т. 33, № 2. С. II7-125.
8. Мяндр Р. Связь роста и выживаемости птенцов с размерами яиц у некоторых чайковых // Изв. АН ЭССР. Биология. 1985. Т. 34, № I. С. 34-44.
9. Мяндр Р.А. Влияние экологических факторов на динамику внутрипопуляционной изменчивости морфологических признаков птичьих яиц: Дис. на соиск. уч. степени канд. биол. наук. Тарту. 1986. - Библиотека Тартуского государственного университета.
10. Паавер К. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Таллин. 1976.
- II. Паавер К.Л. Некоторые проблемы развития современной эволюционной морфологии // Folia Baeriana. 3. Бер и развитие естествознания. Таллин. 1978. С. 69-77.

12. Паавер К.Л. Значение субфоссильных популяций для разработки эволюционных проблем // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л., 1979. С. 4-II.
13. Паавер К.Л. Проблемы целостного изучения процесса эволюции // Микро- и макроэволюция. Тарту. 1980. С. 32-36.
14. Парамонов А.А. Дарвинизм. М., 1978.
15. Северцов А.С. Введение в теорию эволюции. М., 1981.
16. Северцов С.А. Проблемы экологии животных. М., 1951.
17. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция / Пер. с английского. М., 1982.
18. Симпсон Д.Г. Темпы и формы эволюции / Пер. с английского. М., 1948.
19. Шварц С.С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения // Зоол. ж. 1963. Т. 42. Вып. 3. С. 417-433.
20. Шварц С.С. О роли эколого-морфологических исследований в развитии современной биологии // Зоол. ж. 1966. Т. 45. Вып. 9. С. 1296-1307.
21. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М., 1980.
22. Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л., 1939.
23. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М., 1968.
24. Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М., 1966.
25. Яблоков А.В. Популяционная морфология животных. // Зоол. ж. 1966. Т. 47, № 12. С. 1749-1765.
26. Яблоков А.В. Морфология и микроэволюция // Ж. общ. биол. 1970. Т. 31, № 1. С. 3-14.
27. Яблоков А.В. Популяционная морфология как новая ветвь эволюционной морфологии // Морфологические аспекты эволюции. М., 1980. С. 65-73.
28. Яблоков А.В. Популяционная морфология как новое направление эволюционно-морфологических и популяционных исследований // Ж. общ. биол. 1976. Т. 37, № 5. С. 649-659.

29. Bock W.J. Toward an ecological morphology // Vogelwarte. 1977. Bd. 29. S. 127-135.
30. Bumpus H. The variations and mutations of the introduced sparrow, *Passer domesticus* // Biol. Lectures, Marine Biol. Lab. Wood's Hole (1896-1897). 1896. P. 1-15.
31. Grant V. The Evolutionary Process. A critical review of evolutionary theory. New York, 1985.
32. Mayr E. Animal Species and Evolution. London, 1965.
33. Mayr E. Populations, Species, and Evolution. Cambridge, Massachusetts, 1970.
34. Mänd R. Populatsioonimorfoloogia ja ökoloogia: seoseid ja metodoloogilisi probleeme // Orgaanilise vormi teooria. Trt., 1984. Lk. 52-57.
35. Plate L. Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung. Leipzig, 1908.

STRUCTURE OF NATURAL ELIMINATION
AND ITS RELATION WITH NATURAL SELECTION

R. Mänd

Biomorphology has performed an important role in micro-evolutionary studies after the theoretical principles of population morphology were worked out in the recent decades. Nevertheless, the further improvement of the methodology of this synthetical discipline will be necessary. One of such insufficiently discussed questions is the relationship between natural elimination and natural selection and the effect of natural elimination on the morphological variability of a population. The basic doctrine about the main types and forms of natural elimination was worked out by I. Schmalhausen at the first half of this century already. His conception is of great importance especially from the point of view of field biologists studying natural populations. A little indefinite formulation of his principles in some places has caused misinterpretations of them,

taking to the overestimation of some factors and forms of elimination and the underestimation of others by some investigators.

The basic idea of Schmalhausen's doctrine lies in distinguishing two components in natural elimination: non-selective or general elimination and selective or individual elimination, the latter serving as a basis of natural selection. Such an interpretation too much accentuates the opposition of the two forms. Actually selective elimination should be regarded as a statistical co-product of natural elimination - a typically stochastic process. The objects of natural elimination are individuals and it is measured by its intensiveness (the ratio of eliminated individuals to the total number of individuals). The objects subjected to selective elimination or to natural selection are certain characters. Their effect is measured with the coefficient of selection, showing the relative mortality of a certain variant in comparison with the alternative one. Note that the coefficient of selection does not depend directly on the intensiveness of elimination.

The author has carried out populatio-morphological studies of birds during a number of years. From the methodological point of view it was expedient to distinguish between two essential characteristics of the process of natural elimination: multi-factoredness and heterostagedness. Natural elimination is the result of the combined effect of numerous elementary factors, all having different intensities and selective directions (multi-factoredness). By the character the elementary factors may be divided into two groups. The role of autogenous factors in natural elimination is relatively small (1-10 %) and invariable in time and space, consisting in the elimination of single individuals with extremist morphotypes. The role of exogenous factors (mostly environmental factors) in natural elimination varies within a large range (1-100 %). They frequently cause mass elimination. The elimination caused by exogenous

factors is mainly non-selective. Nevertheless, we cannot underestimate the importance of mass elimination. For example, the seemingly non-selective mass elimination of avian eggs can due to differential replacement of clutches, exert some selective effect on the eggs' morphological characters.

The total complex of the elementary factors of elimination, its intensity and selective direction vary at different stages of ontogeny (heterostagedness). To estimate the adaptive value of the morphological characters in animals, the investigation of the relationship between these characters and the final number of off-springs in a population is necessary.

ОПРЕДЕЛЕННЫЕ АСПЕКТЫ РЕАЛИЗАЦИИ ГЕНА КАК УСЛОВИЯ ЕГО УЧАСТИЯ В ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССАХ

Т. Орав

Проблема индуцированной реализации мутантного гена разрабатывалась нами совместно с Г. Шангин-Березовским и И. Орав в течение продолжительного времени, в основном на модели хлорофильных мутаций ячменя. Результаты обобщены в монографиях /1-3/ и в ряде статей. Наиболее новые данные приведены в двух из них, которые можно считать непосредственными предшественниками настоящего сообщения /4, 5/. В указанных статьях отражено значительное количество фактического материала, на который здесь ссылаемся без приведения подробностей, чтобы сэкономить место для анализа общей роли индуцированной реализации гена, в частности, его возможного эволюционного значения на фоне многих новых данных и подходов к вопросу регуляции деятельности генома.

В период 1957-1963 гг. нашей группой проводились широкомасштабные опыты по влиянию гамма-облучения на ячмень, в которых критерием мутагенного действия служили хлорофильные мутации. В нашей коллекции накопилось немало мутантных линий, и в нашем распоряжении были также семена M_T , выращенные другими исследователями в разных климатических зонах СССР, что позволило экспериментировать с популяциями, заведомо обогащенными хлорофильными мутациями. С такими же пестрадиационными популяциями проводил опыты Г. Шангин-Березовский. В частности, им было применено химическое воздей-

ствии этиленмином на семена растений γ_1 перед высевом на γ_2 . Результаты указанного опыта (наибольший прирост частоты хлорофильных мутантов при самых низких дозоконцентрациях ЭИ) навели на мысль, что в данном случае ЭИ может действовать не как мутаген, а как регулятор реализации мутантных генов, вызванных облучением. Напомним, что исследованное поколение для ЭИ было M_1 , где могли быть обнаружены лишь доминантные мутации, вызванные ЭИ в год воздействия. В реальности такие доминантные мутации встречаются крайне редко /6/.

Для проверки нашего предположения были проведены опыты с гидразинхлоридом (ГХ) – стимулятором роста и развития растений (в разных концентрациях – от 0,0008 до 0,02%). Больше всего выход хлорофильных мутаций повышался при концентрации ГХ 0,004% – в популяции, облученной первоначально дозой 6 кр, в M_2 дополнительная обработка ГХ дала повышение частоты семей с мутациями на 187% и мутантных растений на 255% – эффект, статистически доказанный и в абсолютных цифрах большой.

Более поздние опыты с ГХ обобщены Г. Шангин-Березовским /7/. Они показали, что эффект обладает высокой повторяемостью. Мы же проводили серию опытов со сланцевыми ростовыми стимуляторами, полученными из керогена эстонского и болгарских сланцев. Практически немутагенные сланцевые стимуляторы дали четкий "эффект выявления" (так мы назвали обнаруженное явление). Позднее подобный эффект установлен у многих мутагенов, примененных в слабых (маломутагенных) концентрациях /2, 4/.

Вывод I. Частота хлорофильных мутаций и мутантов (растений, у которых мутация проявляется) в пострадиационных популяциях или популяциях, подвергнутых сильному химическому мутагенному воздействию, существенно повышается после дополнительного химического воздействия биологически активными соединениями.

В опытах с СРВ был проведен подсчет повышения частоты мутантов внутри семей с мутациями по отдельным типам мутаций. Установлено, что на этот показатель значительно влияет

специфичность самой мутации и что по значению эффекта выявления изученные типы можно разделить на три группы /8/:

- а) мутации, на которые дополнительное воздействие практически не влияет (эффект ниже 25%) - *viridomaculata*, *viridoalbina*, *xantha*;
- б) эффект значительный (от 100 до 150%) - *albina*, *flavoviridis*, *viridis*, *atrovirens*;
- в) эффект очень большой (более 200%) - *xanthoalbina*.

В параллельных опытах Г. Шангина-Березовского /9/ проводилось сравнение поведения хлорофильных и нехлорофильных мутаций после дополнительного воздействия в M_2 гидразинхлоридом (популяция M_1 от комбинированного воздействия *N*-нитрозо-*N*-этилмочевинной и ЭИ). Как общая картина, так и количественные характеристики эффекта были весьма близкими. Частота хлорофильных мутаций после дополнительной обработки повышалась на 113%, частота других морфологических мутаций - на 90%, частота хлорофильных мутантов - на 80%, других морфологических мутантов - на 96%. В числе морфологических мутантов встречались также очень сильно реагировавшие на выявляющее воздействие: частота мутантов с полустистым колосом повышалась в 23 раза, укороченной соломы - в 25 раз; все другие типы реагировали намного слабее (эффект в пределах 1,25-2,5-кратности либо совсем отсутствовал).

Вывод 2. Индуцированная реализация мутантного гена присуща не только хлорофильным мутациям ячменя, но и другим мутациям, и, скорее всего, является общим свойством регуляторной деятельности генетического аппарата.

Принципиальное значение для оценки "естественности" эффекта выявления и возможной его роли в эволюционных процессах имеет опыт, проведенный с обработкой M_2 альфаамилазой, солодом и их смесью. Популяция, полученная путем воздействия ЭИ, дала без дополнительной обработки 11,7% мутаций или 2,44% мутантов, при обработке альфаамилазой эти цифры составляли 15,3 и 2,82%, солодом - 14,8 и 2,80%, а их смесь - соответственно 18,0 и 3,38%. Таким образом, свойственные данному виду практически эндогенные ферменты также

вызывает повышение реализации мутаций. Примененные в данном опыте концентрации ферментов были примерно в 2-4 раза выше, чем их максимальная природная концентрация во всходах ячменя на 6--7-й день прорастания при низкой температуре.

Как в наших экспериментах, так и многими другими исследователями (см. обзоры /1, 2/) установлено, что при низких температурах выход хлорофильных мутаций значительно выше, чем при умеренных температурах прорастания. Отсюда понятен и механизм этого явления - изменение содержания эндогенных ферментов при холодовом прорастании. Во всех описанных опытах в качестве основного объекта применялся сорт ярового ячменя 'Харьковский 306' - сорт с достаточно высокой естественной мутабельностью и с чувствительной реакцией на мутагенные воздействия. Частота мутантов в контроле описанного опыта (т.е. в популяции без мутагенного воздействия) составила 0,08%. Под влиянием альфаамилазы выход мутантов повышался до 0,14%, солода - до 0,28% и при комбинированном воздействии - до 0,23%. Таким образом, специфическая для вида смесь ферментов (солод) увеличила выход мутантов по сравнению с исходным уровнем на 250%. При этом следует обратить внимание на два момента:

а) регуляторы роста и развития, не специфические для данного вида, не вызвали дополнительной мутационной изменчивости в поколении после обработки, несмотря на то, что часть из них была заведомо мутагенной (ЭИ, диметансульфат, 1,4-бисдиазоацетилбутан и др.) и что они дали значительный эффект в обогащенных мутациями популяциях;

б) природные популяции (сорта) ячменя содержат значительное количество малопенетрантных и скрытых генов, которые для проявления нуждаются в дополнительном воздействии.

Последнее наблюдение подтверждает вывод об универсальном характере эффекта выявления как одной из возможностей регуляции деятельности генов вообще и возбуждения в онтогенезе неработающих генов в частности (вывод 2). В наше время данный вопрос стал актуальным в связи с накопившимися новыми данными об избыточном генетическом материале, эпи-

генах, мобильных элементах и т.п., эволюционную роль которых первым предсказал С. Оно /10/. Эти данные обобщены в эволюционно-генетическом плане в работе М. Голубовского /11/. В указанной работе подытожены принципиально новые подходы к трем формам наследственной изменчивости эукариот: мутационной, вариационной и эпигенетической. В принципе сходные с нашими результаты получены многими исследователями на дрозофиле. Так, работу по независимой реализации мутантных генов мы начали также под влиянием фактов, полученных на дрозофиле по неполной реализации гена: теория, подходы и даже термины этого явления даны в работах Н. Тимофеева-Ресовского периода 1927-1935 гг. (см. обзор /4/).

Допустим, что зависимая от воздействия внешних условий (судя по экспериментальным данным многих авторов, в первую очередь температуры /1, 2/) реализация гена в нормальных условиях организма - явление распространенное. Возникает вопрос: как и в какие моменты такая реализация может играть существенную роль в эволюционных процессах?

По-видимому, в обобщенном виде ответ будет таковым: в те периоды, когда нужна мобилизация избыточного генетического материала. Такие периоды бывают, когда популяция переживает экстремальные условия. Значительные вспышки изменчивости у ячменя наблюдал акад. И. Эйхфельд (работая в Хибинах). Сохранились некоторые фотоснимки этих популяций, судя по которым изменчивость была в них выше, чем в наших опытах после γ -облучения в дозах 8-12 кр.

Массовые наследственные изменения определенного типа при стрессовых воздействиях у льна наблюдал Даррент. Он называл их генотрофами (цит. по /11/).

Указанные факты вполне совместимы с учением акад. Д. Беляева о дестабилизирующем отборе. Сдвиги, отмечаемые при доместикации животных, необъяснимы с точки зрения классического популяционно-генетического подхода. Крупные сдвиги в жизнедеятельности животных происходят за какие-то 4-6 поколений /12/. Нередко они связаны с резкими изменениями в гормональной деятельности животных /13/; ряд аналогичных случа-

ев приводят Г. Томкинс и Д. Мартин в своем обзоре (Tomkins G., Martin D., 1970. Hormones and gene expression. - цит. по /12/).

С точки зрения основных понятий генетики и наряду с другими фактами "нестандартной генетики" наши результаты дают основание говорить о системе генетической регуляции не по альтернативной схеме "доминантный ген" - "рецессивный ген", а по лестнице "доминантный ген" $\leftarrow \rightarrow$ "рецессивный ген" $\leftarrow \rightarrow$ "скрытый ген". По идее приведенное близко к трем формам наследственной изменчивости эукариот у М. Голубовского /11/ - мутационной, вариационной и эпигенетической. Под эпигенетической изменчивостью Голубовский понимает наследуемые сдвиги в генной активности, которым характерно изменение активности генетического материала без изменения его структуры.

Принципиальную схему материальной структуры-носителя такой изменчивости дал Р. Чураев /14/, который ввел понятие эпигена. Эпиген - это циклическая система, состоящая, по крайней мере, из нескольких генов и обладающая не менее, чем двумя функциональными состояниями, "переключение" которых фиксируется наследственно.

Вывод 3. Индуцированно вызванную реализацию хлорофильно-дефектных генов в обогащенной изменчивостью (дестабилизированной) популяции можно рассматривать как модельный случай, отражающий реальную обстановку в природных популяциях при наличии дестабилизирующих условий.

Вслед за Р. Чураевым М. Голубовский /11/ рассматривает, помимо регуляторного взаимодействия "белок - ДНК", как мыслимые "и в некоторых случаях доказанные" регуляторные взаимодействия типа РНК-РНК, РНК-ДНК, ДНК-ДНК. В нашем случае индуктором перехода служили биологически активные соединения (БАС) с гораздо более простой молекулой: гидразинхлорид, этиленмин, сланцевое ростовое вещество (в конкретном случае - смесь полифункциональных кислот, которые при среднем молекулярном весе 1000...1100 имеют эмпирическую формулу $C_{53}H_4O_{22}N_3$ и при этом не содержат ароматических структур).

По-видимому, БАС в конкретных условиях обработки (как и эндогенные ферменты солода в реальных условиях низких температур) играют роль пускового механизма регулирующего компонента эпигена. М. Голубовский пишет также /II, с. 154/:

"Выбор режима функционирования (в простейшем случае - есть или нет активности структурного гена) зависит от регуляторных молекул, циркулирующих в клетке".

Наши опыты не дают четкого ответа на вопрос о том, каким образом будет происходить обратное переключение режима после индуцированного включения нового (в нашем случае хлорофильно-дефектного) состояния. С эволюционной точки зрения это существенно, поскольку излишняя нестабильность состояния или, иными словами, чрезмерная легкость такого переключения противодействует прохождению отбора. На наш взгляд, определенную часть длительных модификаций (Dauermodifikationen) /15/ следует объяснять эпигенетической изменчивостью - в данном случае потеря этих модификаций в ряде поколений может дать информацию о продолжительности альтернативного состояния в тех или иных условиях.

Нет сомнения, что описанное нами явление индуцированной реализации гена будет иметь выход в практику "проводимой человеком эволюции", т.е. селекции, где переключение режима эпигена даже на несколько поколений может дать существенный результат. На наш взгляд, об этом свидетельствуют также эксперименты Г. Давидина и А. Анащенко /16/ по получению однодомных растений у конопли под действием гиббереллина. При обработке в начале бутонизации 0,1--0,3%-ным раствором гиббереллина от двудомных растений получены однодомные, которые переопылялись между собой и изолировались. На второй год процедура повторялась, в третьем поколении проводили отбор без обработки, а четвертое было уже полностью однодомным. Авторы объясняют эффект тем, что "гиббереллин способствует выявлению генетически детерминированных однодомных особей" /16, с. 62/. Однако наши представления о практических возможностях индуцированной реализации гена настолько недостаточны, что нелегко даже прогнозировать будущие подходы.

Однако нет сомнений, что новые факты будут обогащать наши знания и представления о реальных возможностях исходных популяций.

Вывод 4. Индуцированное функционирование гена представляет собой явление, роль которого в регуляции жизни природных популяций и их развитии, бесспорно, велика, хотя известна она пока лишь в самых общих чертах. Поэтому эта роль нуждается в дальнейшем исследовании как в теоретических, так и в практических аспектах.

1. Орав Т., Шангин-Березовский Г., Орав И. Радиационный мутагенез и модифицирующие его условия. Таллин, 1972. 215 с.
2. Калам Ю., Орав Т. Хлорофильная мутация. Таллин, 1974. 60 с.
3. Прийлинн О., Шнайдер Т., Орав Т. Исследования по химическому мутагенезу у сельскохозяйственных растений. Таллин, 1976. 205 с.
4. Орав Т. Проблема пенетрантности гена и его реализации: теоретический и практический аспекты // Академия наук Эстонской ССР в 1973-1979 годах. Таллин, 1981. С. 214-224.
5. Орав Т. Индуцированная активация мутантного гена как способ изучения поведения скрытых и малопенетрантных генов в эволюционном процессе // Вопросы современного дарвинизма. Тарту, 1983. С. 102-114.
6. Орав Т., Шангин-Березовский Г. Биологически активные соединения и радиационный мутагенез // Использование изотопов и излучений в исследованиях по сельскому и лесному хозяйству. Л., 1968. С. III-III6.
7. Шангин-Березовский Г. Сопряжение влияния мутагена на развитие M_1 и выход мутаций в M_2 // Генетика. 1979. Т. 15. С. 364-366.
8. Орав Т., Орав И. Об изменении пенетрантности индуцированных хлорофильных мутаций при помощи биологически активных веществ // Изв. АН ЭССР. Биология. 1971. Т. 20, № 2. С. 159-167.

9. Шангин-Березовский Г., Прийлинн О., Орав Т. Различная чувствительность хлорофильных и нехлорофильных мутаций к постмутативному действию гидразинхлорида // Изв. АН ЭССР. Биология. 1973. Т. 22, № 2. С. 132-140.
10. Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М., 1973. 227 с.
11. Голубовский М. Организация генотипа и формы наследственной изменчивости эукариот // Молекулярные механизмы генетических процессов. М., 1985. С. 146-162.
12. Трут Л.Н., Науменко Е.В., Беляев Д.К. Изменение гипофизарнонадпочечниковой функции серебристо-черных лисиц при селекции по поведению // Генетика. 1972. Т. 8, № 5. С. 35-43.
13. Беляев Д.К. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора // История и теория эволюционного учения. Л., 1974. Вып. 2. С. 76-84.
14. Чураев Р.Н. Гипотеза об эпигене // Исследования по генетике. Новосибирск, 1975. С. 77-92.
15. Полянский Ю.И. Проблема физиологических адаптаций в связи с формами изменчивости у свободноживущих простейших. (Некоторые итоги и перспективы исследования.) // Исследования по генетике. Л., 1976. Т. 6. С. 73-89.
16. Давидян Г.Г., Анащенко А.В. Применение гиббереллина в селекции и семеноводстве технических и масличных культур // Второй съезд ВОГиС им. Вавилова. Выст. III. Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений на генетических основах. 1972. Т. I. С. 61-62.

GENE REALIZATION AS A PREREQUISITE
FOR ITS INVOLVEMENT IN EVOLUTIONARY PROCESSES

T. Orav

In collaboration with I. Orav and G. Shangin-Berezovsky summer barley populations enriched with mutations by irradiation or chemical treatment were investigated in long-time experiments. It was shown that not all chlorophyll mutations were detectable in standard field conditions, part of them were cryptic ones. The realization of the cryptic mutations can be induced (they can be "revealed") by a presoaking treatment with biologically active substances - growth regulators. The role of cryptic mutants depends on the type of mutation - in the case of albino mutants after revealing treatment their frequency is near to the theoretically expected one. In some cases the frequency of extra mutants may exceed that of the origin (of the non-treated control population) more than 200 per cent.

In a special experiment it was demonstrated that "non-chlorophyll" mutations (including those of breeding value) behave similarly to the chlorophyll ones. After a treatment with hydrazine hydrochloride the frequency of chlorophyll mutants increased 1.8 times while the frequency of "non-chlorophyll" morphological mutants increased about 2 times.

Natural active substances of barley such as alpha-amylase and malt enzymes showed after presowing treatments the revealing effect similar to that obtained by the synthetic growth substances. It is a well-known fact that the realization of chlorophyll mutants is more complete at low temperatures, when the enzyme content is the largest. Hence we consider that our observations on the chlorophyll mutations of barley reflect a real phenomenon, thus we can substitute the classic two-step formula "dominant gene - recessive gene" by a three-step formula "dominant gene -

recessive gene - cryptic gene". Our proposal is reminiscent of the concept of three types of variability: mutational, variational and dynamical (epigenetic). Epigenetic variation implies functional, not structural alteration of the genic substance. Experiments with microorganisms and Protozoa as well as observations on Drosophila and plants, including our results, demonstrate that epigenetic variation is a wide-spread phenomenon in nature. It performs an important role in evolutionary processes, most of all in unstable conditions of growth and development.

ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ, ПРОТЕКАЮЩИХ В ИСКУССТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ РЫБ

Т. Паавер

На эволюционное значение изменчивости домашних животных обращали внимание многие ученые, начиная уже с Ч. Дарвина, посвятившего этому вопросу специальный труд и первую главу "Происхождения видов...". Вопросы морфологической изменчивости, связанные с эволюцией домашних животных, исследовал также К. Паавер, памяти которого посвящен настоящий сборник. Генетические закономерности процесса domestikации животных изучали Д.К. Беляев и его школа, выдвинувшие теорию дестабилизирующего отбора /2/. Развитие методов биохимической генетики открыло широкие возможности для изучения генетической изменчивости и структуры популяций животных. Сначала главное внимание обращали природным популяциям, но, в связи с применением биохимических маркеров в практических целях селекции, объектом исследования стала и генетическая структура стад искусственных популяций домашних животных. В последнее время появились работы по сравнительному анализу генетической изменчивости белков домашних животных и их диких предков /3/. Стали обращать внимание на изменения генетической структуры популяций под влиянием искусственных условий. Хорошими модельными объектами для исследования динамики генетической структуры одомашниваемых популяций животных является стада прудовых рыб. В настоящее время, в связи с быстрым развитием аквакультуры, рыбы подвергнуты интен-

сивной сознательной селекции, значительно расширен их естественный ареал и усовершенствована биотехника искусственного воспроизводства и выращивания рыб. Поэтому наряду с естественными популяциями диких предков и полудомашненными стадами, прошедшими только самый общий массовый отбор, существуют уже настоящие отсеleccionированные породы прудовых рыб (карпа, радужной форели и др.). Задача нашей работы - дать характеристику на основе данных биохимической генетики генетических изменений, происходящих в структуре искусственных популяций рыб в процессе одомашнивания и под влиянием селекции.

Дарвин считал процесс изменения домашних животных под влиянием искусственного отбора полноценной моделью эволюционного преобразования. Другие авторы соглашались в том, что процессы, происходящие в искусственных и естественных популяциях, одинаковы на внутривидовом уровне /22/. Но, по их мнению, сходство не распространяется на элементарное событие эволюции - видообразование.

В искусственных популяциях рыб происходят в основном те же генетические процессы и действуют те же самые факторы (кроме селекции), что и в естественных популяциях. Нет основания думать, чтобы искусственный отбор определил всю динамику генетической структуры популяций домашних животных. Человек никогда не в состоянии полностью контролировать изменчивость всех признаков, он обращает внимание только на самые важные для него показатели продуктивности. Кроме того, во многих прудовых хозяйствах давление искусственного отбора еще относительно слабое. Таким образом, нельзя считать, чтобы в условиях искусственного разведения эволюция шла полностью под диктатом искусственного отбора. На генетическую структуру искусственных популяций влияют, в основном, пять факторов: искусственный отбор по хозяйственно важным признакам, косвенный отбор по коррелятивно связанным с ними признакам, естественный отбор на приспособленность к новым условиям обитания, инбридинг и генетический дрейф /18/. Примером косвенного отбора может служить увели-

чение числа тугорослых рыб в маточных стадах индийских карпов вследствие практики использования в качестве производителей самых крупных (более старых, но медленно росших) особей /19/. Давление искусственного отбора не может снять также влияние естественного отбора. При доместикации человек ставит животных в совершенно новые условия обитания, в которых они подчинены увеличенной плотности населения, искусственному воспроизводству и кормлению и т.д. Вследствие этого растет давление стресса, что вызывает дестабилизацию генотипов ("дестабилизирующий отбор" Д.К. Веляева) и повышение уровня генетической изменчивости. В таких условиях происходит доместизирующий отбор /18/ - естественный отбор по признакам, влияющим на выживаемость и плодовитость в искусственно созданных человеком условиях. Если направление селекции окажется противоположным доместизирующему отбору, то результаты селекции будут отрицательными. Инбридинг и генетический дрейф связаны с препятствующим панмиксии и снижающим эффективную численность популяций вмешательством человека в воспроизводство домашних животных.

В ответ на селекцию и в процессе приспособления к новым условиям изменяется генетическая структура искусственных популяций и формируется новый генофонд. Поскольку условия, цели селекции и изначальный материал (генетический состав популяции) являются разными, происходит внутривидовая дифференциация, пороодообразование, что в генетическом отношении не отличается от дифференциации изолированных природных популяций. Как и в природе, дифференциация может чередоваться с противоположным процессом слияния генофондов вследствие гибридизации. В зависимости от преобладающих на данном этапе факторов изменяется уровень генетической изменчивости популяции. Все эти явления обнаруживаются и на уровне изменчивости полиморфных белков, используемых в качестве генетических маркеров.

Сдвиги генетического состава популяций по биохимическим маркерам могут происходить в процессе приспособления к новым условиям, если аллотипы полиморфных белков различа-

ются по приспособительной ценности, а также под влиянием селекции, если они связаны с хозяйственно важными признаками. К настоящему времени накоплено уже множество данных о физиологически значимых различиях между аллельными формами полиморфных белков. Обнаружены различия между рыбами с разными фенотипами трансферрина, эстераз, ЛДГ, МДГ и др. белков по темпу роста и устойчивости к неблагоприятным температурам, дефициту кислорода или заболеваниям /10, 12, 6, 31, 20/. И все-таки, примеров направленного изменения генетической структуры и состава генофонда искусственных популяций рыб под прямым влиянием селекции или в связи с приспособлением к условиям искусственного разведения можно привести немного. На основе только сравнительного анализа частот аллелей в исходном и отселекционированном стаде трудно сказать, произошли ли изменения вследствие отбора в пользу определенных аллелей или в результате случайных факторов, связанных с селекцией - колебаний численности, системы скрещивания и т.д. Иными словами, мы обычно не можем отличить направленное снижение частот аллелей от случайной потери генетической изменчивости. К сомнительным случаям изменения генетического состава селекционируемой популяции относится, например, снижение частот аллелей В и С трансферрина у украинских карпов /I, II/. В форелевых хозяйствах США наблюдается распространение связанного с темпами роста аллеля регуляторного локуса ФГМ /13/. В районах с холодным климатом снижается частота характерного для южных популяций аллеля СОД белого амура /9/. Однако различия между аллозимами проявляются не одинаково и однонаправленно во всех условиях, и поэтому, наверное, генетическая структура стад рыб остается весьма стабильной. В.Г. Сапрыкиным /10/ показано, что связь между фенотипом трансферрина карпа и хозяйственно важными показателями изменяется в зависимости от возраста рыб и сезона.

Важную роль в формировании генетической структуры искусственных популяций рыб играют случайные факторы. Численность маточного стада прудовых рыб обычно невелика. В ходе

селекции она еще сильно колеблется. Поэтому вероятность генетического дрейфа у прудовых рыб завышена. Изменения частот аллелей могут нередко возникать благодаря эффекту основателя, когда небольшое число особей положит начало целому новому стаду. Резкое снижение числа производителей, в свою очередь, приводит к потере более редких аллелей. Именно такие факторы привели, наверное, к обеднению эстонского местного стада карпа /4/. У ропшинского карпа мы наблюдали большие различия в частотах аллелей между выборками, состоящими из потомства немногих производителей /7/, что демонстрирует возможности эффекта основателя.

В ходе процесса породообразования происходит их генетическая дифференциация, уровень которой может быть измерен по индексам генетического сходства, например индексу Ней /27/. Разные изолированные породы домашних животных находятся на примерно такой же ступени дифференциации, как и природные популяции /3/. Индекс сходства между ними колеблется в пределах 0,002-0,06, а в случае видов он превышает 1. Степень дифференциации пород или отводок во многом зависит от того, происходят ли они от одних либо разных естественных популяций или подвидов. Европейские отводки радужной форели, происходящие от интродуцированной из Америки однородной смеси нескольких природных популяций, слабо дивергировались /21, 28, 33/. В США, где основой локальных стад были разные местные популяции, различия между ними больше /17, 23/. Породы карпа, берущие начало от разных подвидов сазана, сохраняли генетические особенности предков и сильно различались /8, 16/. Генетическая дифференциация по частотам аллелей произошла в ходе селекции также у пеляди /5/ и растительноядных рыб /9/.

Гибридизация, используемая часто для создания новых пород, приводит к противоположному дифференциации процессу слияния генофондов и их обогащению. Хорошим примером влияния гибридизации на генофонд породы является создание в СССР ропшинского карпа, который объединяет в себе генетические особенности двух разных подвидов - дальневосточного и

европейского - и отличается высоким уровнем изменчивости /8/. Случайная, неконтролируемая гибридизация пород и распространение гибридов, однако, нежелательны, поскольку приводят к засорению генофондов чистых пород. Так произошло в Эстонии, где все стаи местного карпа содержат аллели, полученные от ропшинского карпа. Гибридизация наблюдается также между линиями растительноядных рыб вьетнамского и амурского происхождения /9/. Бывают случаи гибридизации разных видов (тиляпии, растительноядные рыбы, форели), обогащающие генофонд многими новыми аллелями, но приводящие к снижению рыбодовственного качества следующих поколений гибридной отводки.

В результате совместного действия описанных факторов уровень генетической изменчивости искусственных популяций рыб может либо увеличиваться, либо уменьшаться, но может оставаться и стабильным.

Приспособление к определенным условиям, дифференциация и случайные эффекты (эффект основателя, колебания численности) приводят обычно к уменьшению генетической изменчивости. Известны многочисленные примеры потери изменчивости в одомашниваемых или разводимых искусственно популяциях рыб - морского леща /32/, кумжи /29, 24/, лосося /30/, пеляди /5/. Широко известен случай генетического обеднения стада радужной форели Вашингтонского университета под влиянием резких колебаний численности и селекции /13; наши данные/. Однако есть также примеры сохранения уровня изменчивости белков, несмотря на длительное разведение в искусственных условиях. Например, в большинстве стад радужной форели обеднения не наблюдалось. В последнее время получены весо-ые экспериментальные доказательства в пользу преимущества гетерозигот по белковым локусам. Показано, что гетерозиготы по полиморфным локусам отличаются более высокой стабильностью индивидуального развития /26, 25/ или более высокими темпами роста и выживаемостью /15/. Преимущество гетерозигот приводит к балансирующему отбору, сохраняющему в популяции определенный уровень изменчивости. Только сильное

давление селекции, сопровождаемое значительными колебаниями численности, может преодолеть влияние балансирующего отбора. Так случилось, наверное, с форелью Вашингтонского университета и другими обедненными популяциями рыб.

Таким образом, несмотря на контроль искусственного отбора, в искусственных популяциях (стадах, отводках) прудовых рыб происходят внутривидовые эволюционные преобразования, сходные с микрореволюционными процессами в естественных популяциях. Они приводят к хорошо прослеживаемым по полиморфным белковым маркерам изменениям генетической структуры и уровня изменчивости популяций рыб.

1. Балахнин И.Л., Галаган Н.П. Типы трансферрина сазана *Cyprinus carpio* // Гидробиологический журнал. 1972. Т. 8, № 6. С. 108-110.
2. Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор // Развитие эволюционной теории в СССР. Л., 1983. Глава 16. С. 266-277.
3. Глазко В.И. Биохимическая генетика овец. Новосибирск, 1986. С. 1-167.
4. Гросс Р. О типах трансферрина и эстераз у производителей карпа (*Cyprinus carpio* L.) Ильматсалуской опытной станции по рыбоводству // Сб. научн. тр. ЭстНИИЖВ. 1985. № 56. С. 172-179.
5. Локшина А.Б., Андриашева М.А. Методы и результаты отбора при селекции пеляди. Сообщение П. Изменение генетической структуры стада при отборе // Сб. научн. тр. НИИ оз. и речн. рыб. х-ва. 1981. Т. 174. С. 77-80.
6. Межжерин С.В., Балахнин И.А. Механизм связи электрофоретических маркеров с размерными показателями рыб (на примере трансферринов карпа) // Докл. АН УССР. 1984. В. № 4. С. 78-80.
7. Паавер Т.К. Генетический полиморфизм белков ропшинского карпа // Сб. научн. тр. НИИ оз. и речн. рыб. х-ва. 1980. Т. 153. С. 81-93.
8. Паавер Т.К. Биохимическая генетика карпа *Cyprinus carpio* L. Таллин, 1983. С. 1-122.

9. Павсова А.Н., Целикова Т.Н. Различия и дифференциация стад разного происхождения белого амура (*Ctenopharyngodon idella* (Val.)), белого (*Hypophthalmichthys molitrix* (val.)) и пестрого (*Aristichthys nobilis* (Rich.)) толстолобиков по электрофоретическим спектрам миогенов // *Вопр. ихтиол.* 1981. Т. 21, № 4. С. 608-615.
10. Сапрыкин В.Г. Корреляция трансферринов с ростом карпов в различных условиях среды // *Сб. научн. тр. НИИ оз. и речн. рыб. х-ва.* 1980. Т. 153. С. 100-104.
11. Сапрыкин В.Г., Русанов В.В. Влияние условий выращивания на рост карпов с разными типами трансферрина // *Сб. научн. тр. НИИ оз. и речн. рыб. х-ва.* 1979. № 2. С. 89-95.
12. Щербенок Ю.И., Мурашкин В.Б., Галанов О.А. Действие отбора по массе тела на трансферриновый и эстеразный локусы у годовиков карпа // *Сб. научн. тр. НИИ оз. и речн. рыб. х-ва.* 1983. Т. 206. С. 110-114.
13. Allendorf F.W., Utter F.M. Population genetics // *Fish Physiology.* New York, 1979. Vol. 8. P. 407-454.
14. Allendorf F.W., Knudsen K.L., Leary R.F. Adaptive significance of differences in the tissue-specific expression of a phosphoglucomutase gene in rainbow trout // *Genetics.* 1983. Vol. 80. P. 1397-1400.
15. Beardmore J.A., Ward R.D. Polymorphism, selection and multilocus heterozygosity in the plaice, *Pleuronectes platessa* L. // *Lecture Notes in Biomathematics.* Berlin-Heidelberg, New York, 1978. Vol. 19. P. 207-222.
16. Brody T., Kirsh D., Parag, G., Wohlfarth G., Hulata G., Moav R. Biochemical genetic comparison of the Chinese and European races of the common carp // *Anim. Blood Grps. Biochem. Genet.* 1979. Vol. 10. P. 141-149.
17. Busack C.A., Halliburton R., Gall G.A.E. Electrophoretic variation and differentiation in four strains of domesticated rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // *Can. J. Genet. Cytol.* 1979. Vol. 21, N 1. P. 81-94.
18. Doyle R.W. An approach to the quantitative analysis of

- domestication selection in aquaculture // Aquaculture. 1983. Vol. 33. P. 167-185.
19. Eknath A.E., Doyle R.W. Indirect selection for growth and life-history traits in indian carp aquaculture. 1. Effects of broodstock management // Aquaculture. 1985. Vol. 49, N 1. P. 73-84.
 20. Gauldie R.W. Allelic variation and fisheries management // Fisheries Research Bulletin. 1984. N 26. P. 9-36.
 21. Guyomard R. Electrophoretic variation in four French populations of domesticated rainbow trout (*Salmo gairdneri*) // J. Genet. Cytol. 1981. Vol. 23, N 1. P. 33-47.
 22. Herre W., Röhrs M. Haustiere - zoologisch gesehen. Stuttgart, 1973. P. 1-240.
 23. Kincaid H.L. Trout Strain Registry. National Fisheries Center-Leetown. Fish Genetics Station. 1981. P. 1-79.
 24. Krieg F., Guyomard R. Population genetics of French brown trout (*Salmo trutta* L.) large geographical differentiation of wild populations and high similarity of domesticated stocks // Gen. Selec. Evol. 1985. Vol. 17, N 2. P. 225-242.
 25. Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen K.L. Developmental stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout // Nature. 1983. Vol. 301, N 5895. P. 71-72.
 26. Mitton J.B. Relationship between heterozygotes for enzyme loci and variation of morphological characters in natural populations // Nature. 1978. Vol. 273, N 5664. P. 661-662.
 27. Nei M. Genetic distance between populations // Am. Nat. 1972. Vol. 106, N 949. P. 283-292.
 28. Paaver T., Lilleorg A. Electrophoretic variation of proteins and genetic differentiation in some stocks of rainbow trout from Estonian fish hatcheries // ENSV TA Toim. Biol. 1984. Vol. 33, N 2. P. 108-116.
 29. Ryman N., Stahl G. Genetic changes in hatchery stocks of brown trout (*Salmo trutta*) // Can. J. Fish. Aquatic

- Sciences. 1980. Vol. 37, N 1. P. 82-87.
30. Stahl G. Differences in the amount and distribution of genetic variation between natural populations and hatchery stocks of Atlantic salmon // Aquaculture. 1983. Vol. 33, N 1-4. P. 23-32.
 31. Suzumoto B.H., Schreck C.B., McIntyre J.D. Relative resistance of three transferrin genotypes of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and their hematological responses to bacterial kidney disease // J. Fish. Res. Board Can. 1977. Vol. 34, N 1. P. 1-8.
 32. Taniguchi N., Sumantadinata K., Iyama S. Genetic change in the first and second generations of hatchery stock of black seabream // Aquaculture. 1983. Vol. 35, N 4. P. 309-320.
 33. Thompson D. Genetic identification of trout strains // Aquaculture. 1985. Vol. 46. P. 341-351.

EVOLUTIONARY ROLE OF GENETIC PROCESSES IN ARTIFICIAL POPULATIONS OF FISH

T. Paaver

Artificial populations of fish are good models to be used in the investigations of the genetic basis of evolutionary changes in the process of domestication as the domestic strains of pond fish and the natural populations of their wild ancestors still exist side by side. The genetic changes in artificial populations of fish are not determined by the artificial selection only. They depend on five main factors (Doyle, 1983), namely, the artificial selection orientated to economically important production traits, indirect selection for the characters connected with the above-mentioned, natural selection for the fitness for artificial conditions, inbreeding and genetic drift. The genetic consequences of these processes can be studied and estimated on the basis

of polymorphic protein markers.

Adaptation to new conditions causes changes in the gene pool and the structure of populations. The process of genetic differentiation takes place due to different goals of selection and different genetic composition of original populations. From the genetic point of view this process does not differ from the differentiation of isolated natural populations. In the case of hybridization the process of differentiation changes into that of the fusion of gene pools. Depending on the factors dominating at different stages of evolutionary transformation, the level of genetic variability may increase (hybridization), decrease (adaptation, random factors) or remain unchanged (balancing selection). Changes of allelic frequencies of polymorphic proteins in the populations of fish owing to the selection or adaptation to artificial conditions are described. The cultured strains of fish have almost the same level of genetic differentiation as the local populations. Only those originated from different subspecies have much greater genetic distances. The random factors like the genetic drift or founder effect often cause the loss of genetic variability. There is a strong evidence of the superiority of heterozygotes leading to the balancing selection and usually maintaining the stable level of the genetic variation of proteins.

The genetic changes in the structure of artificial populations of fish are of evolutionary significance and can be analysed on the basis of polymorphic protein markers.

ПРОБЛЕМА ОГРАНИЧЕНИЙ В ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

А.Я. Палуаа

Возмущающее разнообразие органических форм на Земле нередко внушало людям мысль о ничем не ограниченных возможностях эволюции. Догенетическому этапу развития эволюционизма был присущ взгляд на организм как на обладающий "восковой пластичностью" в отношении к изменчивости, из которого главный модельер - естественный отбор - лепит всевозможные изделия, полностью приспособленные к своей среде. В противовес такому "тотипотентному" пониманию организмов последние стали уподоблять кристаллическим формам, структурные трансформации которых строго ограничены - определены. Например, Т. Эймер утверждал: "Так как органическая форма основывается на физико-химических процессах, она имеет, подобно форме неорганического кристалла, определенную структуру и может при новообразовании изменяться только в немногих определенных направлениях" /49, с. 24/. Ф. Гальтон /1884, цит. по 5I, с. 44/ предлагал метафоры для характеристики двух альтернативных точек зрения на эволюционирующие объекты. Согласно первой, они сравнимы со сферами, которые могут закатываться в любых направлениях и проходят при этом все промежуточные состояния. Альтернативной моделью эволюлирующего объекта (причем, по Гальтону, более реалистичной) служит многогранник, чье движение более или менее скачкообразно, возможные состояния и направления переходов строго лимитированы собственной формой многогранника

(соответствует генетической конституции).

Сам Дарвин придавал решающую роль при определении характера изменчивости организмов их имманентным особенностям, которые он определял как "природу организмов". "Всякая значительная вариация управляется законом и в гораздо большей мере определяется характером организации, чем характером тех условий, в которых находится изменяющееся существо" /13, с. 718-719/. Известно также его сравнение организма с горючим материалом, причем характер пламени (возникшие вариации) зависит не столько от искры (среды), сколько от природы самого материала /13, с. 673/. Однако позднее ортодоксальные дарвинисты настаивали на полной ненаправленности, на безграничных возможностях изменчивости и эволюции организмов.

Собственно проблема ограничений эволюционного процесса стала актуальной в конце прошлого века, когда некоторые эволюционисты заметили, что эмпирическая картина хода эволюции во многих случаях не согласуется с дарвиновскими представлениями о механизмах эволюции. Одним из первых исследователей, ставивших вопрос о необходимости изучения эволюционных ограничений, был Т. Эймер, который во 2-ом томе своего сочинения "Происхождение видов..." (1897) пытался доказать, что развитие таксона не может происходить в любых направлениях, что особенности строения, система функций и материальный состав организма в значительной мере детерминируют ее эволюционное будущее.

В историческом плане акцент на "запреты" в эволюционной проблематике был сделан, главным образом, эволюционистами, которых принято считать антидарвинистами, между прочим из-за их склонности видеть в биологической эволюции закономерность, направленность, порядок. Укажем здесь лишь на такие имена, как К.Э. фон Бэр, Э. Коп, Л.С. Берг и др. Все они подчеркивали важнейшую, решительную роль внутренних конституциональных факторов в определении направлений эволюционного процесса и "при безусловно отрицательном отношении к натурфилософскому содержанию этих концепций было бы

неверно отбрасывать интереснейшую группу фактов, которые и позволяют создать материалистическую концепцию ограничений и запретов в эволюции и глубже понять текущие процессы макроэволюции" /37, с. 200/.

В последних работах по проблемам эволюции можно также встретить (хотя и весьма спорадически) высказывания по поводу ограничений эволюционного процесса. Многие авторы с явным сочувствием относятся к подобным идеям, хотя попытки их развернутого изложения предпринимались довольно редко. Все же имеется несколько специальных работ /55; 51; 26/. Одна из главных причин такой стагнации состоит, по-видимому, в том, что концепция ограничений не совсем резонирует с основными постулатами и методологическими канонами СТЭ в ее классических формах, рискуя стать в концептуальной системе СТЭ лишь вспомогательным допущением *ad hoc* при объяснении некоторых фактов эволюции.

Аналогичен статус системной интерпретации эволюции. Часто апелляции к ограничениям и системным факторам носят голо декларативный характер. Каждая наука, согласно часто цитируемому положению У. Уивера /58/, проходит в своем развитии три последовательные стадии: изучение "организованной простоты" (механизмизм); "неорганизованной сложности" (статистика) и "организованной сложности" (системный анализ). В формальном смысле "эра системности" наступила и в эволюционной теории. Хотя теоретики нашего времени вполне привыкли к основным системным категориям и процедурам, но они не всегда желают сделать из них необходимые выводы для теории.

Разумно предположить, что если эволюция представляется определенным образом стройным процессом, если разнообразие живых существ не означает их безобразия, то ходы эволюции в какой-то степени "предопределены" собственной структурой развивающихся объектов, обладающих конечным числом способов преобразования самого себя и, вместе с тем, строго упорядоченным множеством полиморфизма. Так что "везде, где есть системы, будут и необходимые их проявления - полиморфизм, изоморфизм" /39, с. 779-781/. С.В. Мейен /26, с. 67/ заме-

ти, что "наиболее сильными доводами в пользу направленности эволюции всегда были случаи изоморфизма (параллелизма, конвергенции)".

Перефразируя утверждение У.Р. Эмби /46, с. 317/, допущение о действии фундаментальных "запретов" оправдано уже в силу системной природы развивающихся объектов. Ограничения вытекают из структурной определенности любой системы, очерчивая диапазон ее допустимых преобразований. Процессы развития неизбежно в каком-то отношении эксклюзивны, причем достигнутый прогресс создает вместе с новыми перспективами и новые ограничения /7, с. 58/. Все так называемые "эволюционные законы" или "правила" имплицитно означают ограниченность эволюции в известных направлениях.

Конечно, можно говорить об ограничениях только в том смысле (в большинстве случаев это и делается), что, в силу своих анцестральных особенностей, достаточно сложная система не может трансформироваться в любых направлениях. Структура системы является не только результатом ее предшествующей эволюции, но и детерминантом ее будущего развития. И.И. Шмальгаузен /45, с. 331/ отмечал, что "исторически сложившиеся взаимоотношения частей и являются вместе с тем на каждой стадии развития в роли факторов, определяющих дальнейшее течение процессов развития". В таком понимании ограничения совпадают с преемственностью и устойчивостью как важными атрибутами процессов развития. Но изменчивость в таком понимании остается все-таки хаотичной, не подчиняющейся каким-либо правилам или законам. С позиций общей теории систем (ОТС) к ограничениям в негативном плане прибавляются также позитивные требования, определяющие наполнение т.н. "пространства логических возможностей" форм.

Желательно, конечно, если бы "на современном уровне развития эволюционного учения оказалось возможным не противопоставлять представления о существующих в эволюции ограничениях (номогенетический аспект) дарвиновскому рассмотрению и подходу к процессу эволюции (тихогенетический аспект)" и если бы "эти ограничения не умаляли роли естест-

венного отбора как ведущего фактора эволюции..." /33, с. 219/. На самом же деле признание эволюционной роли ограничений и системных факторов, наряду с нежеланием все-таки отступать от представления о "неисчерпаемом резервуаре возможностей" эволюции, нередко ведет к противоречивым выводам - якобы существующие структурные ограничения в конце концов все же преодолеваются "благодаря комбинативной изменчивости и мобилизационному резерву изменчивости популяции, что практически гарантирует сохранение необозримого разнообразия направлений процесса эволюции в целом" /16, с. 45-46/.

Для теоретической интерпретации эволюционного процесса представители ОТС фактически рассматривают множество "возможных миров" эволюции, установив, таким образом, что 1) должно существовать, что 2) может существовать и 3) чего быть не может для систем /40, с. 7/. Выявить априорно при помощи системных методов спектр возможных преобразований мы в состоянии только на весьма простых объектах. Данное обстоятельство, конечно, затрудняет изучение "имманентных законов композиции и формообразования" и вряд ли обнадеживает на широкие эволюционные предсказания. На наш взгляд, наиболее доступны изучению апостериорные ограничения, и если В.Г. Борзенков /4, с. 152/ нашел, что дело не просто в ограничениях, а в определенных направлениях преобразования систем, задаваемых, в частности, их структурными особенностями, то он, наверное, не учел, что в целостном акте детерминации эти два момента предполагают и дополняют друг друга, причем проблема ограничений оказывается как бы обратной стороной проблемы направленности развития - детерминация, выбор путей означает также отрицание, редукцию, ограничения. *Determinatio est negatio!*

Итак, чтобы избежать, с одной стороны, чрезмерного формализма ОТС, и, с другой стороны, не просто ограничиться констатацией эмпирических проявлений разного рода эволюционных закономерностей, а заинтересоваться также тем, из чего они конкретно вытекают, нам остается проследить действие различных лимитирующих механизмов на разных уровнях органи-

зации живой природы.

Определенные изоморфизмы проявляются уже на молекулярном уровне организации живого. Они состоят в том, что эволюция многих биохимических систем проходила в разных филогенетических линиях независимо в одинаковой последовательности. Направление этих изменений детерминировано единой биохимической структурой живых существ. М. Флоркен /41, с. 45/ называет это явление "ортогенетической эволюцией биохимических систем". На основе обобщения огромного количества данных о биохимической структуре организмов А.М. Годдовский /11, с. 163/ заключает: "В той степени, в какой это зависит от возможности преобразования строения веществ основных структур клеток организмов, направление эволюции при всем разнообразии не может принимать любую форму". Несмотря на то, что мы повсеместно сталкиваемся с огромной изменчивостью и разнообразием живого, они всегда касаются деталей, а не основных принципов организации /12, с. 373/. Изучая распространенность разных сочетаний нуклеотидов ДНК у микроорганизмов, И.П. Ашмарин и Е.П. Харченко /1/ были вынуждены признать, что некоторые последовательности не встречаются не потому, что их еще не обнаружили, а потому, что, вероятно, они вообще неосуществимы (т.н. "запрещенные сочетания нуклеотидов").

Определенные ограничения можно вывести из формального анализа генетического кода. Благодаря его вырожденности, почти четверть всех возможных однонуклеотидных замен в ДНК не приводит к изменениям аминокислотного состава синтезируемого полипептида. А поскольку сходные по свойствам аминокислоты определяются сходными кодонами, то число мутаций, ведущих к остановке трансляции (nonsense-мутации) или к изменению класса полярности аминокислот, минимально. Поэтому в 40% всех случаев пространственная конфигурация белковой молекулы не нарушается /2, с. 243; 32, с. 46/. Молекулярная эволюция характеризуется не только консервативной природой мутационных замен, но и более высокой частотой изменений менее важных в функциональном отношении молекул или

их участников по сравнению с более важными (вследствие неравномерной жесткости функциональных ограничений) /22, с. 184/.

Перейдя на клеточный уровень обсуждения вопроса, мы и здесь обнаруживаем некоторые формы проявлений структурных ограничений изменчивости. С. Пэнтин /54/ показал, что протоплазма способна вырабатывать ограниченное число типов клеточных структур. Л.А. Винников /8, с. 118/, изучая эволюцию рецепторных клеток, заключает: "Потенции функционально-структурной организации рецепторов в достаточной степени ограничены. Они жестко определяются их происхождением из жгутиковой клетки. Каждый этап их эволюции, совершалась ли она путем отбора или была самонаправляющейся, строго определяется предшествующей онтофилогенетической стадией".

Динамическая стабильность всех компонентов клетки зависит, главным образом, от оптимального функционирования генетической системы, относительная помехоустойчивость которого достигается, например, созданием системных связей между носителями передаваемой информации; избыточностью (мультипликативностью) информации; относительной разбросанностью информативных участков на протяжении генома и т.д. /6, с. 177-181; 43, с. 53-62/. И.И. Шмальгаузен называл функциональную инвариантность генетической системы клетки "цитогенетическим гомеостазисом" /44, с. 448/.

С определенными ограничениями мы сталкиваемся и на тканевом уровне организации биосистем, выражающемся в "законе параллелизма гистологических структур" А.А. Заварзина. Ткань - это система гистологических элементов, характеризующаясь прежде всего функциональными особенностями. Поскольку, как полагает А.А. Заварзин, для каждой функции природа располагает только одной такой системой, то развитие гистологических структур в разных эволюционных группах шло сходными путями и привело к сходным результатам. Однообразие гистологических структур в пределах животного мира заставило А.А. Заварзина допустить, что в филогенезе тканей господствует какая-то направленность и ограниченность эволюционных

возможностей. "Ограниченность эволюционных возможностей тканей, - писал Заварзин, - оказалась обусловленной тем обстоятельством, что филогенетически они развиваются не как самостоятельные системы, а как системы, подчиненные организму как целому. Эта органическая целостность, проделывая свою дивергентную эволюцию, тем самым ограничивает эволюционные возможности тканей, которые в своей эволюции могут только совершенствоваться и только в тех функциональных рамках, в каких они находятся в организме, а рамки эти строго ограничены" /цит. по 27, с. 100/. Как и при законе Вавилова, здесь открываются возможности экстраполировать выводы, полученные при изучении данной структуры, на аналогичные структуры любой другой зоологической формы.

Особое значение в "системе запретов" эволюции принадлежит онтогенетическим ограничениям. Все большее внимание уделяется анализу эпигенетических механизмов, поддерживающих определенные тенденции в эволюции отдельных групп организмов. Уже после работ Л. Окена и К.Э. фон Бэра возникло предположение, что филогенетические потенции любого таксона ограничены способностью включения в сложившийся тип онтогенеза новых фаз и этапов /52/. Фенотип представляет собой результат взаимодействия всех активных генов организма /38, с. 18; 23, с. 206/. Именно данное обстоятельство накладывает явно выраженные ограничения на его реорганизацию. Поскольку большинство признаков организмов полигенно, то одинаковую фенотипическую вариацию могут обуславливать независимые изменения в совершенно разных генах. Следовательно, направлена не генотипическая изменчивость, а пути и модусы ее фенотипического проявления /25, с. 14-15/. Все, что дозволено генотипу, далеко еще не дозволено фенотипу!

Интеграция на уровне эпигенотипа, которую создают различные взаимодействия генов, служит своеобразной "буферной системой" в процессе мутагенеза. Действительно, эпигенетическая система функционирует как эффективный фильтр помех - инструкции генома "фильтруются" через систему эпигенетических ограничений и, таким образом, определяется множество

"допустимых фенотипов" /9, с. 565/. На потенциальные возможности мутационного процесса накладывает ограничения исторически сложившийся генотип как системное целое. И.И. Шмальгаузен /45, с. 184/ подчеркивает: "... в мутировании нет полной свободы. Она значительно ограничена организацией наследственного кода, системой клетки и всего организма в целом. Поэтому и некоторая направленность мутирования вполне возможна". Можно согласиться также с утверждением, что "возникновение генетически детерминированных фенотипических новшеств направляется фенотипом, и это ослабляет концепцию случайности в ее неодарвинистском понимании... Во всяком случае надо учитывать ограничения, налагаемые развитием" /21, с. 101/. Из морфогенетических ограничений вытекает наличие параллелизмов в наследственной изменчивости представителей как близких, так и отдаленных видов, на основе которого Н.И. Вавилов сформулировал свой закон о гомологических рядах наследственной изменчивости. Этот закон указывает на факт, что наследственная изменчивость не хаотична, а определенным образом упорядочена. Тенденция к направленной изменчивости в известной степени вкодирована уже в молекулярной организации генетической системы /57, с. 124/.

С точки зрения эволюционной теории первостепенное значение имеет именно выяснение эпигенетических ограничений, поскольку без него немислимо удовлетворительное объяснение таких закономерностей эволюционного процесса, как параллельное или полифилетическое развитие /23, с. 481/. Онтогенетические корреляции обеспечивают постоянство архетипа и ограничивают последующие преобразования онтогенеза, детерминируя также дальнейший филогенез данного таксона /34, с. 276; 47/. Вообще считается, что существенным направляющим фактором эволюции служит уже сложившийся тип структуры и индивидуального развития организма /50; 53; 10/. Канализованность эволюции вытекает из единства морфогенетических механизмов внутри тех или иных таксонов, которые лимитируют возможности преобразования онтогенеза /36, с. 108/. В механизмах онтогенеза следует, наверное, усматривать одну из основных

причин длительных эволюционных стазисов /59/.

На наш взгляд, разные трактовки проблемы направленности эволюции покоятся на разных пониманиях характера наследственной изменчивости организмов, причем решение этого вопроса во многом определяет ход дальнейших рассуждений о факторах эволюции. Природа изменчивости как исходного материала эволюции никак не может не отражаться на эволюционном процессе. Если сама изменчивость воспринимается как безусловно случайная, неопределенная и ненаправленная, то упорядочивающие начала приходится искать вне самой "природы организмов". С другой стороны, всякие закономерности и ограничения в явлениях изменчивости непременно ограничивали бы творческую мощь внешних факторов. В конце прошлого века Н. Страхов /1889, цит. по З, с. 179/ писал, что всякая определенность, всякий закон, всякое правило, какое мы откроем в явлениях изменчивости и наследственности..., упраздняет теорию Дарвина. Наличие естественных онтологических барьеров изменчивости было очевидно современнику Дарвина Т. Гексли /1907, цит. по З, с. 179/: "Вариации не неопределенны, не случайны и не идут по всем направлениям. У кита нет тенденции варьировать в направлении образования перьев, а у птиц - в направлении китового уса". Но лишь после того, как Н.И. Вавилов в начале 20-х годов нашего столетия сформулировал свой знаменитый "закон гомологических рядов", наследственная изменчивость не только перестала представляться хаотичной, но и ограниченной и определенным образом ориентированной. И "организмисты", ссылаясь на работы Н.И. Вавилова, упрекали дарвинизм в том, что в нем не учитываются принципы и законы, управляющие изменчивостью организмов /48, с. 57/.

В последние годы, как отмечают А.Я. Ильин и И.Н. Смирнов /18, с. 32/, в теории мутации более заметна любопытная тенденция: все больше сторонников этой теории стремится на основе новых экспериментальных данных найти условия, которые ограничивали бы первоначально признанные случайность и ненаправленность мутации.

Можно выделить ограничения, вытекающие непосредственно из структурно-морфологических и биофизических особенностей организмов. В.О. Ковалевский (1875) описал на примере эволюции копытных явление, в котором определенные структуры организма в ходе специализации достигли своей крайней формы, сделавшей невозможным продолжение изменений в данном направлении. Ковалевский называл такие формы "кульминативными". Приближение к так называемым "кульминативным точкам" можно проследить на редутивной олигомеризации какого-либо органа, а также в тех случаях, когда в процессе интенсификации функций некоторые параметры организмов приближаются к теоретически возможным /29, с. 206; 15, с. 145/.

На основе теоремы Шредингера А.М. Степанов /35, с. 72-73/ постулировал, что существует минимальный размер живой системы, ниже которого ее движение полностью определяется кинетическими законами столкновений, и осуществление жизненных функций становится невозможным.

Примером биофизических ограничений могут служить закономерности размеров насекомых, которые лимитированы скоростью процессов газообмена в их тканях. Так как обмен газов зависит главным образом от скорости диффузии, кислородом обеспечиваются лишь те ткани, которые не слишком далеко удалены от трахей, поскольку газы могут эффективно диффундировать только на довольно маленькое расстояние /42, с. 193/. Одним из факторов, лимитирующих убывание размеров тела позвоночного животного, является размер глаз. При слишком маленькой линзе оптические искажения становятся уже весьма значительными. Не могут ни число, ни размеры фоторецепторов в сетчатке уменьшаться пропорционально размерам тела - страдать будет разделительная способность глаз /цит. по 56, с. 29/.

В биологической эволюции далеко не все мыслимые целесообразные конструкционные решения реализованы. Можно привести простой пример: эволюция не "изобрела" колеса для передвижения, которое человечество применяло уже на заре своей цивилизации. На организменном уровне действует сформули-

рованный Г.А. Заварзиным /17/ принцип "запрещенных комбинаций признаков". Вследствие запрещенных сочетаний признаков неизбежно складываются определенные "каналы" развития, и структура развивающейся системы будет изменяться закономер-но. Ссылаясь на правило Кренке, С.В. Мейен /26, с. 73/ подчеркивает вероятностный характер запретов: модификации, считающиеся тератологическими в одном таксоне, нередко приобретают статус нормы в близком таксоне.

На надорганизменных уровнях проблема ограничений эволюционного процесса разработана гораздо меньше.

У элементов надорганизменных биосистем относительно больше степеней свободы, их функционирование более неопределенно. Но при "онтогенезе" сообществ (сукцессиях), согласно Р. Уиттекеру /57/, факт, что сообщества, достигшие сходных наивысших точек развития, могли развиваться из весьма различных первоначальных условий, представляет собой поразительный пример "эквивинальности", причем степень независимости развития от первоначальных условий кажется даже больше, чем в случае индивидуального развития организма.

Реальные сообщества построены не случайно и должны находиться в рамках различных ограничений: число трофических уровней не должно превышать 5-7, не могут существовать "петли" пищевой цепи, состоящие из 3 видов, в системе должен присутствовать по крайней мере один продуцент и т.д. /30, с. 325/. Предел длины пищевых цепей и сложность экосистем определяются коэффициентом их полезного действия, т.е. эволюция экосистем шла путем надстройки пирамиды Элтона до тех пор, пока не достигла предела, возможного для того уровня радиации, которую Земля получает от Солнца /24, с. 469/.

Экосистема предъявляет своим подсистемам постепенно новые требования, в то же время ограничивая их потенции развития /28, с. 147/. Бытует мнение, что решающую роль в детерминации филогенеза таксона играют именно внутренние отношения в сообществах /14, с. 78/.

Многообразие форм жизни, тесная зависимость видов друг от друга и от абиотических факторов обусловили превращение

биосферы в саморегулирующуюся систему, все в большей степени определяющую направление эволюционных преобразований отдельных видов и, вместе с тем, по-видимому, все значительнее ограничивающую их эволюционные возможности /20, с. 223/. Пройденные этапы эволюции отдельных биосистем стали все более ограничивать возможные будущие преобразования этих систем, создавая как бы "программу" дальнейшего развития /19, с. 19-20/.

При трактовке эволюции живого В.И. Вернадский выделял некоторые ограничения планетарного масштаба, в числе которых, по его мнению, наиболее важной является сложившаяся в биосфере констелляция круговорота веществ и потоков трансформации энергии, которая и определяет главные направления в эволюции живого и канализирует ее в целом. В результате действия указанных ограничений в ходе эволюции создаются "формы, все более усиливающие влияние жизни на окружающую среду" /5, с. 241/.

Теоретический анализ свидетельствует о том, что ограничения как детерминирующие факторы выступают в качестве *causa formalis* (формирующих причин), необходимой предпосылки для организованности эволюционного процесса. Изучение разных ограничений, инвариантов и алгоритмов преобразования живых систем имеет явное эвристическое значение, позволяет априорно добывать некоторые новые знания, что, безусловно, приводит к возрастанию номотетичности эволюционной теории. В определенное время каждой теории предстоит формулирование своих "принципов запрета" и, конечно, это отнюдь не "знак качества" теории, если она все разрешает. Наоборот, по словам К. Поппера /31, с. 245/, каждая "хорошая" научная теория является некоторым запрещением: она запрещает появление определенных событий. Чем больше теория запрещает, тем она лучше.

В рамках определенных концептуальных систем "запретные принципы" выполняют роль своего рода "регулятивных директив" рассуждений, причем диалектика познания такова, что вместе с введением новых запретов могут сниматься старые.

1. Ашмарин И.М., Харченко Е.П. "Запрещенные" сочетания нуклеотидного состава и количество ДНК в геноме микроорганизмов // Журн. эвол. биохим. и физиол. 1971. Т. 7, № 5. С. 631-640.
2. Бачинский А.Г., Ратнер В.А. Оптимальность и помехоустойчивость генетических текстов // Вопросы математической генетики. Новосибирск, 1974. С. 242-263.
3. Берг Л.С. Труды по теории эволюции. Л., 1977. 388 с.
4. Борзенков В.Г. Принцип детерминизма и современная биология. М., 1980. 197 с.
5. Вернадский В.И. Эволюция видов и живое вещество // Природа. 1925. № 10-12. С. 26-38.
6. Виленчик М.М., Полянский Ю.И. О надежности функционирования биологических систем на молекулярном уровне // Методологические и теоретические проблемы биофизики. М., 1979. С. 177-181.
7. Винер Н. Кибернетика и общество. М., 1958. С. 58.
8. Винников Я.А. Эволюция рецепторов. Л., 1979. 140 с.
9. Волькенштейн М.В. Биофизика. М., 1981. 576 с.
10. Волькенштейн М.В. Сущность биологической эволюции // Успехи физ. наук. 1983. Т. 141, № 3. С. 546-551.
11. Голдовский А.М. Проблема ограничений эволюционного процесса в биохимическом аспекте // Организация и эволюция живого. Л., 1972. С. 160-163.
12. Грин Д., Голдбергер Р. Молекулярные аспекты жизни. М., 1968. 400 с.
13. Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений (1875) // Сочинения. Т. 4. М.-Л., 1951. С. 81-778.
14. Жерихин В.В., Расницын А.П. Биоценотическая регуляция макроэволюционных процессов // Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980. С. 77-81.
15. Завадский К.М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л., 1973. 422 с.
16. Завадский К.М., Сутт Т.Я. К вопросу о природе ограничений эволюционного процесса // История и теория эволю-

- ционного учения. Вып. I. Л., 1973. С. 42-47.
17. Заварзин Г.А. Несовместимость признаков и теория биологической системы // Журн. общ. биол. 1969. Т. 30, № I. С. 33-40.
 18. Ильин А.Я., Смирнов И.Н. Марксистско-ленинская философия и теория эволюции // Философия и теория эволюции. М., 1974. С. 5-38.
 19. Каллак Х.И. О структуре органической эволюции // Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980. С. 17-21.
 20. Камшилов М.М. Эволюция биосферы. М., 1974. 254 с.
 21. Кейлоу П. Принципы эволюции. М., 1986. 128 с.
 22. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М., 1985. 400 с.
 23. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974. 460 с.
 24. Медников Б.М. Закон гомологической изменчивости. М., 1980. 63 с.
 25. Медников Б.М. Монофилия органического мира и эволюция экосистем // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46, № 4. С. 462-470.
 26. Мейен С.В. Проблема направленности эволюции // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 7. М., 1975. С. 66-117.
 27. Мирзоян Э.Н. Развитие основных концепций эволюционной гистологии. М., 1980. 272 с.
 28. Мозелов А.П. К вопросу об организации движущих сил эволюции // Организация и эволюция живого. Л., 1972. С. 145-149.
 29. Мороз П.Э. Эволюция биологических параметров к их физическим пределам // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 270-285.
 30. Пианка Э. Эволюционная экология. М., 1981. 400 с.
 31. Поппер К. Логика и рост научного знания. М., 1983. 606 с.
 32. Ратнер В.А. Молекулярно-генетические системы управления. Новосибирск, 1975. 286 с.
 33. Рокицкий П.Ф. и др. О книге Ю.А. Филипченко "Эволюци-

- онная идея в биологии" // Филипченко Ю.А. Эволюционная идея в биологии: Исторический обзор эволюционных учений XIX века. 3-е изд. М., 1977. 227 с.
34. Северцов А.С. Введение в теорию эволюции. М., 1981. 318 с.
 35. Степанов А.М. О кинетическом характере предбиологической эволюции. "4-й Всес. симпозиум. Молекулярные механизмы генетических процессов, М., 1979". М., 1979. С. 72-73.
 36. Татаринцев Л.П. Палеонтология и теория эволюции // Современные проблемы эволюционной морфологии животных. М., 1981. С. 107-109.
 37. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1977. 297 с.
 38. Уоддингтон К.Х. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. Т. I. М., 1962. С. 19-38.
 39. Урманцев Д.А. Изомерия в живой природе // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 6. С. 779-781.
 40. Урманцев Д.А. Начало общей теории систем // Системный анализ и научное знание. М., 1978. С. 7-41.
 41. Флоркен М. Биохимическая эволюция. М., 1947. 175 с.
 42. Холдейн Дж.Б.С. О целесообразности размера // Фельдман Г.Э. Джон Бердон Сандерсон Холдейн. М., 1976. С. 191-195.
 43. Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, 1968. 223 с.
 44. Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Изд. 2-е. Л., 1969. 429 с.
 45. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Изд. 2-е. М., 1968. 452 с.
 46. Эшби У.Р. Принципы самоорганизации // Принципы самоорганизации. М., 1966. С. 314-343.
 47. Alberch P. Developmental constraints in evolutionary processes // Evolution and Development. Dahlem Konferenzen 1982 / Ed. J.T. Bonner. P. 313-332.
 48. Bertalanffy L. von. Evolution der Organismen // Schöpfungsglaube und Evolutionstheorie. Stuttgart, 1955. 349 S.

49. Eimer T. Die Entstehung der Arten: I Teil. Jena, 1888. 461 S.; II Teil. Leipzig, 1897. 513 S.
50. Freyer G. Adaptation, speciation and time // Zool. ser. 1976. Vol. 5, N 3-4. P. 171-172.
51. Gould S.J. The evolutionary biology of constraint // Daedalus. 1980. N 109. P. 39-52.
52. Ho Mae-Wan. Where does biological form come from? // Rev. Biol. 1984. Vol. 77, N 2. P. 147-179.
53. Horn H.S. et al. Adaptive aspects of development // Life Sci. Res. Rept. 1982. N 22. P. 215-235.
54. Pantin C.F.A. Organic design // Advancement of Science. 1951. Vol. 8, N 30. P. 138-150.
55. Reif W.-E. Lenkende und limitierende Faktoren in der Evolution // Acta biotheor. 1975. Vol. 24, N 3-4. P. 136-162.
56. Rohtmets M. Kopsude asemel täiuslik jahirelv // Hori-
sont. 1983. N 7. Lk. 29.
57. Whittaker R.H. A consideration of climax theory: the
climax as a population and pattern // Ecological Mono-
graphs. 1953. Vol. 23. P. 41-78.
58. Zuckerkandl E. Sequences, phenotypes and directional
evolution // ICSEB-II:2nd Int. Congr. Syst. and Evol.
Biol. Vancouver, July 17-24, 1980: Abstr. S. 1., s.a.
P. 124.
59. Weaver W. Science and complexity // American Scientist.
1948. Vol. 36. P. 536-544.
60. Williamson P. Morphological stasis and developmental
constraint: real problems for neo-Darwinism // Nature.
1981. Vol. 294, N 5838. P. 214-215.

PROBLEM OF CONSTRAINTS IN EVOLUTIONARY THEORY

A. Palumaa

Biosystems representing different organization levels of organic nature serve as the substratum of evolution. Theoretically any object-system is equivalent to the restrictions in the field of possibilities (Ashby). Accordingly, due to the fact that evolving objects have systemic nature the arising of the problem of the fundamental constraints in the evolutionary process is justified. The constraints evoked by the determinedness of the structure of the systems establish the range of possible transformations.

Evolutionary process is always exclusive, while the progress creates new perspectives, and new constraints, too (Wiener). All the so-called laws and regularities of evolution implicitly mean an exclusion of certain possibilities of evolution. The problem of constraints can be regarded as one of the aspects of the problem of the directedness of evolution - the determination, choice of the ways of evolution presupposes negation, reduction, i.e. constraints. *Determinatio est negatio!* Constraints, being the determining factors of evolution, are regarded as mechanisms guaranteeing the integrity, stability and vectorized changes of different biosystems. Biochemical-molecular, cellular, tissue, organismic and supra-organismic (ecosystemic and biospheric) constraints of evolution are discussed. We hope that the conception of constraints will not be an ad-hoc hypothesis in the conceptual scheme of SET for explaining some evolutionary events. At a certain stage each scientific theory has to establish its "principles of prohibition". The formulation of different limitations, invariants and algorithms will turn the modern theory of evolution more nomothetic, expressed by the increase of its prognosticating ability.

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ИМПЕРАТИВ

Т. Сутт

Последняя четверть XX века поставила перед нами две жгучие истины о возможности коллективной смерти. В семидесятые годы до сознания человечества дошел факт, что мы живем в мире, катящемся в направлении экокатастрофы; опасность сохраняется и в настоящий момент: характер и интенсивность глобальных тенденций напоминают об этом ежеминутно, а здесь, в Эстонии, драматичнее, чем когда-либо раньше. В восемидесятые годы (наконец-то!) люди уяснили себе, что единственной человеческой альтернативой ядерной войны может быть ее предотвращение.

Таким образом, крайнее время отдать себе отчет в том, что живем в мире, над которым повисла тень "двойной" смертельной опасности, созданной самим человеком. Угроза и последствия возможного атомного пожара кажутся такими отчетливыми, что в их тени остаются сущность и масштабы другой опасности, нарастающей в виде т.н. "ползучей" катастрофы: день ото дня ухудшается качество среды обитания человека, в возрастающем объеме поражается то, на создание чего природе понадобились миллиарды лет — генофонд человечества.

Ошибочно было бы полагать, что описанное состояние обусловлено только особенностями XX века, о чем, кажется, свидетельствует конфликтная ситуация во взаимоотношениях между человеком и природой, возникшая и обостряющаяся имен-

но в наши дни. На самом же деле вопрос об отношениях между человеком и природой – ровесник самому Homo sapiens. Так что обращение к истории совершенно неизбежно.

Проблема, которой попытаемся найти ниже одно из возможных решений, представляет собой тройственный вопрос: откуда мы взялись? кто мы такие? куда держим путь? Точнее: было ли и в какой степени было предопределено появление человека на космической арене; в чем состоят смысл и значение нашего существования; зависит ли и в какой степени зависит (еще) будущее от нас самих?

Одна из особенностей человеческого познания выражается в способности ставить вопросы, на которые кажется совершенно невозможно, учитывая достигнутый уровень развития науки, дать хоть в какой-то степени удовлетворительный ответ. С. Тульмин говорил весьма упрекающе (конечно же это касается и его самого): кто мы люди вообще такие, что смеем ставить вопрос о сущности Вселенной как целого и искать ему научного ответа, в том числе ответа на вопрос о значении и смысле существования человека в космическом контексте. В качестве поучительного предостережения он приводит в пример И. Канта, вошедшего в науку энтузиастом-космологом и закончившего убежденным агностиком.

Полагаю, что постановка даже самого "опасного" вопроса не требует особой смелости. Но зато каждая попытка ответить на подобный вопрос таит в себе большой риск – казаться (или даже быть) Дон Кихотом в глазах не только представителей других специальностей, но на фоне сегодняшней сверхдифференцированной науки даже в глазах занимающихся "настоящими" вопросами по своей специальности. Идя сознательно на такой риск, я глубоко убежден, что эволюционистское видение мира, претендующее на целостность (но не на совершенство!), призвано исполнять свою гуманистическую роль, равноценную любому другому мировоззрению, опирающемуся на ответственность и заботу за человеческое будущее нашего общества.

Мы стоим на пороге IY мировоззренческой революции: необходимо продолжить процесс, начатый Коперником, Дарвиным и

Марксом. Одна из важнейших задач четвертой революции состоит в необходимости теоретического и философского осмысления тех принципиальных изменений, которые произошли за последние десятилетия во взаимоотношениях между человеком и природой, и разработки стратегии выживания человечества. Важная роль должна быть здесь отведена эволюционистской этике.

Как естествоиспытатель я могу точно утверждать лишь одно: я не знаю (но кто знает?), реализуема ли вообще (или еще) теоретическая возможность выживания? Но как человек я не могу примириться (да и кто может?) с возможностью, что единственный из всех мыслимых для нас миров погибнет по нашей же вине...

✱

Исторический экскурс в прошлое по проблеме осмысления взаимоотношений между человеком и природой приводит к парадоксальному, на первый взгляд, выводу: 2000 лет в европейской культуре доминировало и углублялось антропоцентристское, противопоставленное природе видение мира, и это несмотря на прогресс естественных наук.

Обыкновенно (и в значительной степени оправданно) духовные корни антропоцентризма усматривают в христианской догматике, согласно которой человек представляет собой "венец" творчества Бога и находится поэтому вне природы и выше ее. По мнению русского религиозного философа Н. Бердяева, именно указанная идея способствовала отчуждению человека от природы и подготовила духовно "покорение" природы, проводимое при поддержке естествознания и техники. Религиозно настроенный английский историк Л. Тойнби выдвигает с этой же точки зрения тезис о религиозных началах экологического кризиса. Теологи-модернисты гуманистического толка энергично опровергли приведенные обвинения, утверждая, что человек несет ответственность перед всем творчеством Бога и поэтому он должен быть "разумным" властелином и преобразователем природы. С последним доводом можно, в принципе, согласиться, однако границы "разумного" отношения могут быть опреде-

лены лишь путем познания объективных законов эволюции и структуры природы.

Поэтому философскому переосмыслению взаимоотношений между человеком и природой и формированию их новой стратегии не могут по существу способствовать ни указания на первые признаки воображаемого апокалипсиса (локальные экологические катастрофы, СПИД и т.д.), ни оптимистическая надежда, опирающаяся только на чистую религиозную веру. Отрицательную роль в данном контексте играют не только волна неокреационизма в США, направленная против дарвинистской трактовки природы и человека, но и постоянно учащающиеся неотелеологические трактовки человека в советской литературе (особенно при толковании принципа антропности и объявлении человека "авангардом" развития материи). Все это лишь утверждает миф об "особом" положении человека по отношению к природе.

Взгляд на человека как на всемогущего властелина и преобразователя природы, зародившийся в научном мире древней Греции, окрепший в результате научных достижений нового времени и кульминирующий в ходе НТР, представляет собой по существу атеистическую модификацию того же европейского антропоцентризма. Следует признать, что миф об особом положении человека в отношении природы продемонстрировал поразительную жизнеспособность и пережил все кардинальные изменения в научной картине мира, происшедшие в течение последних четырех-пятисот лет. "Мифологический" образ мышления остается доминирующим, несмотря на то, что революция Коперника в космологии разрушила представление о нахождении человека в центре Вселенной, что Дарвин указал истоки нашего природного происхождения, что Маркс, до сих пор успешнее, чем кто-либо другой, демистифицировал социальные основы сущности человека.

Пора понять уже и найти смелость признать, что рано или поздно антропоцентристское видение мира закроет нам доступ в достойное человека будущее.

Сверхскоро видоизменяющийся и находящийся в напряжении

бесконечных противоречий мир нуждается, кроме многого другого, также в новой философии, в основу которой должна быть положена новая этика взаимоотношений человека с природой и на которую может опираться новая научная картина мира, формирующаяся в результате синтеза знаний и ценностей.

Естественно, новая этика не может возникнуть как *deus ex machina*; сохранится категорический императив Канта, и вновь следует воздать должное девальвировавшим общечеловеческим ценностям. В этической реформации нуждается целостное осмысление взаимоотношений человека с природой, и это как в "небесном" (космологическом), так и в "земном" (экологическом) аспектах. Новая, всеобъемлющая этика может исполнить свою гуманистическую роль лишь в том случае, если она воспользуется теми возможностями, которые предоставились в свете новейших достижений в познании Вселенной и эволюции.

Преобразование познавательной ситуации в естествознании XX века характеризуется прежде всего победным шествием принципа эволюционизма, в результате чего было разработано два фундаментальных учения: теория эволюлирующей (нестационарной) Вселенной в 1920-е гг. и синтетическая теория эволюции в 1930-40-е гг. На основе указанных теорий и материалистической диалектики формируется концепция универсального эволюционизма. Согласно данной доктрине, известная до сих пор история Вселенной рассматривается в виде единого процесса: начиная со времени т.н. "Большого Взрыва" (в котором религиозно настроенный мыслитель может видеть божественный толчок, а материалист-естествоиспытатель - качественное преобразование предыдущего состояния материи) и до появления на космической арене *Homo sapiens*. Рассматриваемый мировой процесс характеризуется генетической и структурной преемственностью эволюции четырех типов - космической, химической, биологической и социальной. По-моему, именно концепция универсального эволюционизма (объединяя феномены Вселенной, Жизни и Человека в единое целое) представляет собой такой каркас идей, с помощью которого естествознание

может внести свой весомый вклад в четвертую мировоззренческую революцию.

В контексте концепции универсального эволюционизма в последние годы заслужил большого внимания (правда, прежде всего среди физиков, астрономов, философов и значительно меньше биологов) принцип антропности как один из новых подходов к извечной проблеме "феномена человека".

Принцип антропности зиждется на идее, выдвинутой уже Л. Больцманом, согласно которой высокая степень космической упорядоченности, в отличие от значительно более вероятного состояния хаоса, является результатом статистически очень редко наблюдаемой флуктуации. Среди различных и противоречивых толкований принципа антропности можно выделить три принципиальные возможности:

а) Согласно т.н. слабой модификации принципа антропности, возникновение устойчивых сложных структур, а, следовательно, и существование жизни возможно только в наблюдаемой человеком Вселенной, т.е. в той, в которой мы реально существуем. Теоретические расчеты показывают, что если бы закономерности космической эволюции и физические фундаментальные постоянные хотя немногим отличались от существующих, то свойства принципиально возможных иных, но отличных от нашего миров были бы таковыми, что там не нашлось бы места ни для жизни, ни для человека. Таким образом, слабая модификация принципа антропности обосновывает возможность наличия жизни и человека, но оставляет открытым, пожалуй, один из наиболее "животрепещущих" вопросов: появились ли мы на космической сцене по велению Великого Случая или же Homo sapiens представляет собой неизбежный результат закономерного развития Вселенной как самоорганизующейся системы?

б) Сильная модификация принципа антропности дает на этот вопрос весьма однозначный и по существу телеологический ответ - закономерности эволюции Вселенной таковы, что на определенном этапе должен появиться человек, выступающий в роли наблюдателя.

в) До логического завершения доводятся телеологическая

и антропоцентристская трактовки принципа антропности в варианте, могущем быть названным сверхсильной модификацией. Согласно указанной доктрине, наиболее известными пропагандистами которой являются Дж. Барроу и Ф. Типлер, человеку отводится не только роль наблюдателя, но и обязанность активного участия в космической эволюции. Не только они, но и некоторые советские авторы приходят через "детерминистское наизнанку" толкование принципа антропности к прямо-таки сногшибательному выводу: человеческое бытие накладывает кардинальные ограничения на строение и эволюцию всей Вселенной. Уже со времен Платона подобное устройство мирских дел всегда приписывалось богам, так что апостолы антропоцентризма побили почти все мыслимые рекорды (укажем также: это исходит полностью с альтернативных идеологических позиций). Однако как же все-таки оценивать сам принцип антропности и приведенные его толкования, исходя из методологии синтетической теории эволюции?

Имеются три принципиальные возможности для оценки положения человека в природе и в отношении природы. Согласно первой точке зрения, жизнь и появление человека — это абсолютная случайность в истории всей Вселенной. Одним из наиболее выдающихся защитников данной идеи является лауреат Нобелевской премии Ж. Моно. На радикально противоположной позиции стоит другой знаменитый француз П. Тейяр де Шарден. В своем основном труде "Феномен человека" он рисует увлекательную картину эволюции всего космоса, кульминацией и божественно предопределенной целью которой служит появление человека. Таким образом, человек как абсолютно неизбежный результат эволюции Вселенной.

Миропонимание, опирающееся на дарвинистскую теорию эволюции, рассматривает человека как уникальный результат вероятностного процесса эволюции. В философском плане заслугой дарвинизма необходимо считать по крайней мере два существенных положения. Во-первых, именно дарвинистская теория эволюции разрушила метафизическое представление об ортогенетической предопределенности эволюции живого, заме-

нив его вероятностным видением мира. Именно в этой истине следует понять ответ на вопрос о месте человека в природе; здесь начинается возможность выбора, здесь корни свободы воли; отсюда начинается также ответственность за будущее. Во-вторых, исходя только из биологического происхождения человека можно понять его сущность. Все стратегии выживания, не учитывающие это фундаментальное положение, бесперспективны. К сожалению, подобных схоластических и иллюзорных сценариев будущего, "общим знаменателем" которых является все тот же антропоцентризм, более чем достаточно.

Из познания эволюции природы никак не следует вывод, что вид *Homo sapiens* должен непременно выжить. Так же, как и появление человека в этом мире не зависит от него самого, не было предопределено возникновение на арене жизни нашего вида. По словам Ж. Моно: на звездах не обозначены ни наша судьба, ни наши обязанности. Однако наше существование и возможность ухода навсегда стали в постоянно возрастающих масштабах зависимыми от самого человека.

Мы все желаем, чтобы жизнь не прекращалась, а продолжалась в достойном человека мире. И современная теория эволюции предоставляет нам важный шанс в виде знания — как вести себя, чтобы выжить. При этом абсолютно неизбежным условием является сохранение жизни на нашей планете в таком виде, чтобы человек мог и в дальнейшем участвовать в эволюции биосферы Земли. В этом и состоит смысл и содержание биологического императива. В реальности такое может происходить в виде коэволюции биологического и социального, что предполагает минимизацию объема разрушающей и "преобразующей" деятельности человека в отношении природы. Сюда входит также значительно более глубокое изучение эволюции и структуры живой природы. А в этическом плане такое переосмысление взаимоотношений между человеком и природой означает признание жизни как вероятно уникального космического феномена наивысшей ценности.

Не считаю преувеличением утверждение, что принципиально новая ситуация, сформировавшаяся в отношениях между че-

ловеком и природой в последние десятилетия, требует также новой философии. Только та философская система, которая может преодолеть монополию знаний в отношении ценностей, которая сможет синтезировать новейшие достижения естественных наук и основные человеческие ценности в целостное мировоззрение, в состоянии быть носителем подлинно гуманистической этики. И только та культура, которая опирается на такое гуманистическое видение мира, может принадлежать человеческому обществу будущего мира, которое едино в своих ценностях и разнообразно по формам культуры. Один из наиболее известных эволюционистов Эстонии К. Паавер писал: "Лишь на основе эволюционистской трактовки человека можно показать, что научное, в том числе биологическое, видение мира не состоит в неразрывной связи с выводом о бессмысленности человеческой жизни. Такая трактовка способствует всеобщему пониманию, что человек — не безгранично адаптирующееся, абсолютно универсальное мистическое существо, чье существование может продолжаться как на космических платформах, так и на испепеленной в ядерной войне родной планете. В свете данной теории мы понимаем, насколько ценна наша разноликость, бесконечная изменчивость человека как вида, проявляется также, насколько правильно, извечно присуще нашему виду и важно сохранять и поддерживать культурное разнообразие человечества как целого".

С. Тульмин пользуется в своей книге "Возвращение к космологии" на первый взгляд весьма драматичной метафорой "смерть зрителя". Под зрителем он понимает ученого, целью деятельности которого является "чистая" наука, "чистая" теория, для которого природа служит лишь средством, объектом исследования. Как объект природа действительно нейтральна, однако взаимоотношения человека с природой не могут быть нейтральными, по крайней мере для человека. На самом деле крайнее время усвоить, что ни ученые, ни человечество в целом уже не зрители (да никогда ими и не были), а участники, соучастники той Большой Игры Жизни, которую мы называем Эволюцией. И в отношении природы у нас может быть в на-

ших же интересах лишь один стиль игры - fair play.

Ведущие теоретики социобиологии Э. Уильсон и М. Рывз, ссылаясь на естественные основы эволюционистской этики, утверждают: "Путь к будущему лежит в понимании нашей биологической природы, в признании ее ограниченностей, ее потенциальных возможностей и в использовании этой природы для возвращения к ней - для создания лучшего мира - морально лучшего мира для всех нас".

По-моему, в т.н. сверхсильную модификацию принципа антропности, подвергнутую выше критической оценке, можно вложить вполне рациональное и действительно человеческое содержание. Не как властелин и "исправитель мира", а как создатель уникальных культурных и носитель человеческих ценностей *Homo sapiens* может действительно участвовать в эволюционном процессе всей Вселенной. Если вообще говорить о космической миссии человека, то ею может быть лишь сохранение уникальной формы жизни на планете Земля и создание культурных ценностей. А.Х. Таммсааре говорил: "Земную жизнь надо знать настолько хорошо, чтобы в себе самих видеть часть мира, космоса, чтобы верить: если природа созидатель, то создаем и мы, продолжая ее работу".

Из эволюционистской этики вытекает истина, что судьба человека не зависит ни от божественной предначертанности, ни от случайной игры "эгоистических генов". Вероятностный, эволюционирующий мир, в котором мы живем и который Г. Лейбниц считал по праву наилучшим из всех возможных, предоставляет нам свободу выбора и, очевидно, - надеяться надо и верить можно - также возможность правильного выбора. Обязанность воспользоваться ею обусловлена ответственностью перед теми, которые останутся и придут после нас.

BIOLOGICAL IMPERATIVE

T. Sutt

1. We are standing on the threshold of the fourth world view revolution, continuing the process started by Copernicus, Darwin and Marx. The central task of the 4th revolution will be the holistic (cosmological and ecological) interpretation and ethical reevaluation of the interrelations between man and nature, taking into account the cardinal changes which have taken place in them during the recent decades, and the elaboration of the philosophical foundations for the survival strategy of mankind.

A very important role in solving these questions will be performed by the conception of universal evolutionism, which has come into being as a result of the integration process in contemporary natural science. This doctrine regards the known history of the Universe up to the present time as a unitary process characterized by the genetic and structural continuity of cosmic, chemical, biological and social evolution.

2. The methodological importance of the anthropic principle in the first place consists in fixing the cosmological and biological constraints which the origin and evolution of life and man are subjected to. As to the interpretation of the anthropic principle in the synthetic theory of evolution, it does not regard the emergence of man as a divine predestination. The assigning to man the role of the "vanguard" of the evolution of matter and, proceeding from that, postulating that the evolution of the Universe has an anthropid directedness is not sufficiently justified.

Although the non-stationary (evolving) Universe is the only one in which the origin and evolution of life are possible, it would not account for the origin of man as an absolute inevitability. The potential possibility of the appearance of man on the cosmic arena was realized only in the

course of biological evolution guided by natural selection.

3a. The utopian doctrine of a super-civilization having the ultimate aim to govern the evolution of the Universe cannot serve as an explanation of the cosmic mission of man. The preservation of the unique form of life on the Earth must be considered the cosmic duty of man. Thus, man as a creator of unique cultural values can really take part in the evolution of the Universe.

3b. The deepening of the global ecological crisis and the growth of the number of local ecocatastrophes require cardinal reevaluation of the interrelations between nature and man. The only humanist perspective can be the global "perestroika" in human activity as a whole and man's value-orientation, proceeding from the objective laws of the evolution and structure of the biosphere. An absolute inevitability at that will be the preservation of life in such a form that man could participate in the evolution of the biosphere (one of the consequences and parts of which he is) in the future too. In such an understanding just lies the idea and content of the biological imperative. Practically it means the co-evolution of the biosphere and **society**, the prerequisite for which would be the minimization of the destroying and reorganizing effect on nature through human activity.

3c. From the ethical point of view the reevaluation of the interrelations between man and nature means such a survival strategy in which life as probably a unique cosmic phenomenon is regarded as the utmost value.

4. A principally new situations in the relations of man and nature requires new philosophy in its widest sense. In the first place it means abandoning of the ideology of anthropocentrism insisting that man exists above and independent of nature. Only such a philosophical system which can synthesize the most recent concepts of natural science and the main human values into an integral conception of the world view can be the carrier of the humanist

ethics. And, only this culture which is based on such a world view can belong to the future society, which will be unitary in human values and variable in its forms of manifestations.

AKADEEMIK K. PAAVERI TÖÖDE BIBLIOGRAAFIA

1951

Paaver K., Ling H., Juhend Eesti NSV pisiimetajate vaatlusteks / ENSV TA LUS. Trt., 1951. 41 lk. (Abiks loodusevaatlejale; 3).

1952

Ling H., Paaver K. Eesti NSV imetajate nimestik / ENSV TA LUS. Trt., 1952. 19 lk. (Abiks loodusevaatlejale; 7).

Paaver K., Margus M. Hiirte tõrjest tammekultuurides Elva metsamajandis // Sotsialistlik Põllumajandus. 1952. Nr. 1. Lk. 66-68.

1953

Paaver K. Eesti NSV imetajatefauna kaasaegsest koostisest // Loodusuurijate Seltsi juubelikoguteos. Tln., 1953. Lk. 276-292.

Paaver K. Hiirlaste - metsakahjurite ökoloogiast ja tõrjest Eesti NSV-s // Eesti NSV fauna ja floora uurimise küsimusi. Tln., 1953. Lk. 90-98.

Paaver K. Uutest pisiimetajaliikidest Eesti NSV-s // Loodusuurijate Seltsi juubelikoguteos. Tln., 1953. Lk. 451-454.

Paaver K. О распространении и экологии мышевидных грызунов - вредителей леса в Эстонской ССР // Научная сессия по вопросам биологии и сельского хозяйства. Рига 22-26 октября 1951 г. М., 1953. С. 238-242.

1954

Paaver K.L. Материалы по экологии и практическому значению европейской рыжей полевки и желтогорлой мыши в Эстонской ССР: Автореф. дис. ... кандидата биол. наук. Тарту, 1954. 20 с.

1956

Paaver K. Luuleidude kogumisest Eesti NSV-s / ENSV TA LUS. Trt., 1956. 27 lk. (Abiks loodusevaatlejale; 30).

Paaver K. Faunistiliste komplekside bioloogilise analüüsi küsimusi // ENSV TA LUS-i Aastaraamat. Trt., 1956. Kd. 49. Lk. 195-206.

1957

Aul J., Ling H., Paaver K. Eesti NSV imetajad. Tln., 1957. 351 lk.

Paaver K. Kahest avaldamata mammutileiust Eesti NSV-s // ENSV TA LUS-i Aastaraamat. Tln., 1957. Kd. 50. Lk. 305-310.

Paaver K. Данные о послеледниковом генезисе орнитофауны Эстонии // Третья Прибалтийская орнитологическая конференция 22-28 августа 1957 г. : Тез. докл. Вильнюс, 1957. С. 63-65.

Paaver K.L. О перенаселении в популяциях лесных мышевидных грызунов в Эстонской ССР в связи с динамикой их численности // Изв. АН ЭССР. Сер. биол. 1957. Т. 6, № 2. С. 155-166.

1958

Paaver K. Kivistunud ja poolkivistunud luujäänused pälvivad teadlikku suhtumist // Eluta looduse kaitse: Artiklite kogu / ENSV TA LUS. Trt., 1958. Lk. 56-60. (Abiks loodusevaatlejale; 37).

Paaver K. Nõupidamine Baltimaade fauna uurimise küsimustes // ENSV TA Toim. Bioloogia. 1958. Kd. 7, Nr. 2. Lk. 152.

Паавер К.Л. К методике определения относительного значения видов и групп млекопитающих в остеологическом материале из раскопок археологических памятников // Изв. АН ЭССР. Сер. биол. 1958. Т. 7, № 4, С. 277-290.

Паавер К.Л. Находка субфоссильных костей дикой лесной кошки (*Felis silvestris* Schreb.) в Эстонии // Зоол. журн. 1958. Т. 37. Вып. 8. С. 1259-1261.

Паавер К.Л. О находках костных остатков болотной черепахи *Emys orbicularis* (L.) на поздненеолитической стоянке Тамула (Южная Эстония) // Изв. АН ЭССР. Сер. биол. 1958. Т. 7, № 1. С. 75-78.

1959

Paaver K. Zooloogilise uurimistöö korraldamisest looduskaitsealadel ja alatistel keelualadel // Looduskaitse bületään : Teadusliku uurimistöö organiseerimisest looduskaitse alal. Trt., 1959. Nr. 1. Lk. 36-40.

Паавер К. Данные о послеледниковом генезисе орнитофауны Эстонии // Труды третьей Прибалтийской орнитологической конференции, состоявшейся в г. Вильнюс 22-28 августа 1957 г. Вильнюс, 1959. С. 209-213.

1961

Paaver K. Baltimaade subfossiilse imetajatefauna uurimisest seoses looduslike tingimuste muutumisega jääajajärgsel ajal // Antropogeeni geoloogia. Tln., 1961. Lk. 87-94. (ENSV TA Geoloogia Instituudi uurimused; 7).

Паавер К.Л. Костные остатки птиц из Асотского городища // Шноре Э.Д. Асотское городище. Рига, 1961. С. 223-225.

Паавер К. О морфогенезе видов млекопитающих в Прибалтике в связи с изменением экологических условий в послеледниковое время // Первое всесоюзное совещание по млекопитаю-

шим. 25-31 янв. 1962 г. : Тез. докл. I. М., 1961. С. 39-40.

Паавер К.Л. О находках субфоссильных костей дикой лошади в восточной Прибалтике // Вопросы голоцена : Сборник статей к VI Международному конгрессу ИЖВА в Варшаве, 1961. Вильнюс, 1961. С. 341-357.

1963

Tehver J. Paaver K. Aleksander ja Emil Rosenbergid - väljapaistvad Tartu morfoloogid // Eesti Loodus. 1963. Nr. 1. Lk. 33-35.

1964

Паавер К.Л. О вековой изменчивости как форме групповой изменчивости во времени // Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция : Тез. докл. Совещ. по внутривидовой изменчивости микроэволюции (Свердловск 28-31/I 1964 г.). Свердловск, 1964. С. 98-99.

Паавер К.Л. О вековой изменчивости субфоссильных популяций млекопитающих в Прибалтике // Бюллетень Моск. общ. испытателей природы. Новая серия. Отдел биологический. 1964. Т. LXIX. Вып. 2. С. 83-95.

1965

Paaver K., Kulikauskas P. Znaleziška kości zwierzęcych z grodzisk i osad z okresu wczesnożelaznego i rzymskiego na Litwie // Acta Baltico-Slavica. Archaeologia, historia, ethnographia et linguarum scientia. Białystok 1965. N 2. P.261-279.

Паавер К. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту, 1965. 494 с.

1966

Паавер К.Л. Об изучении микроэволюции млекопитающих на субфоссильном материале // Четвертая межвузовская зоо-географическая конференция : Тез. докл. Одесса, 1966. С. 197-198.

Паавер К.Л. О вековой изменчивости как форме групповой изменчивости животных во времени // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966 (1965). С. 77-82.

1967

Паавер К.Л. О теории типов с точки зрения современной биологии // Материалы научной конференции, посвященной 175-летию со дня рождения академика К.-Э.М. Бэра. Тарту, 3-4 марта 1967. Тарту, 1967. С. 7-9.

1969

Paaver K. Ajaloolisest meetodist kaasaja bioloogias // Kaasaja loodusteaduste filosoofilisi probleeme. Trt., 1969. Lk. 14-22.

Paaver K. Baltimaade jääajajärgseid imetajaid // Eesti Loodus. 1969. Nr. 7. Lk. 417-421.

Paaver K. On the formation and development of the mammalian fauna of the East Baltic in the Holocene // ENSV TA Toim. Keemia-geoloogia. 1969. Kd. 18, Nr. 2. P. 174-180.

1970

Paaver K. Puhtu lehtmetsa pisinärlised // Lääne-Eesti rannikualade loodus. Tln., 1970. Lk. 226-235.

1971

Paaver K.L. On the application of an analysis of the osteonic organisation of bony tissue to the study of the history of domestic animals // IIIème Congrès International des Musées d'Agriculture. Budapest 1971. Budapest, 1971. P. 232-233.

1972

Паавер К.Л. Об остеонной организации, костной ткани тура (*Bos primigenius* Вей.) и крупного рогатого скота // Тр. Моск. общ. испытателей природы. Отдел биологический. Секция зоологии. 1972. Т. 68. С. 126-134.

1973

Paaver K. George Gaylord Simpson // Eesti Loodus. 1973. Nr. 1. Lk. 368.

Паавер К. Изменчивость остеонной организации млекопитающих : Опыт динамического подхода к морфологической структуре. Таллин, 1973. 245 с.

1974

Paaver K. Variability of the bone tissue microstructure and ontogenesis in mammals // First International Theoretical Congress. Moscow, June 6-12, 1974.: Transactions. Moscow, 1974. Vol.2, N-Z. P. 41-42.

Паавер К.Л. Изменчивость микроструктуры костной ткани и онтогенез млекопитающих // Первый междунар. конгр. по млекопитающим. Т. 2, М-Ч : Рефераты докл. М., 1974. С. 97.

Паавер К.Л. О вековой динамике видовых ареалов млекопитающих // Тезисы Всесоюзного совещания по проблеме "Вид и его продуктивность в ареале", 5-7 марта 1974 г. Л., 1974. С. 27-29.

145

1975

Paaver K. Zooloogiliste uurimiste arengust Nõukogude Eestis // Eesti Loodus. 1975. Nr. 7. Lk. 385-388.

Паавер К.Л. Рец. на книгу: Domestikationsforschung und Geschichte der Haustiere. Internationales Symposium in Budapest, 1971. Budapest, 1973. 420 S. // Советская Археология. 1975. № 2. С. 278-280.

1976

Paaver K. Morfoloogia arengu probleeme seoses teoreetilise bioloogia kujunemisega // Folia Vaeriana. Tln., 1976. 2. kd, Lk. 104-121.

Paaver K. XIX sajandi suurimaid biolooge // Edasi. 1976. 30. sept.

Паавер К. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Таллин, 1976. 256 с.

Паавер К.Л. Некоторые проблемы развития современной эволюционной морфологии // Конф., посвященная памяти Вэра 30/IX-2/X 1976 : Тез. докл. Тарту, 1976. С. 53-54.

Верещагин Н.К., Громов И.М., Ермолова Н.М., Паавер К.Л. Основные черты формирования териокомплексов Северной Евразии в голоцене // История биогеоценозов СССР в голоцене. М., 1976. С. 101-116.

1978

Paaver K. Teoreetilise sünteesi probleeme nüüdisaja bioloogias // Eesti Looduseuurijate Selts 125 : Juubelikongverentsi lühiettekanded. Tln., 1978. Lk. 22-28.

Паавер К.Л. Изменение природы человеком и изменчивость популяций во времени // Эволюционная теория и проблема "человек-природа" : Материалы симп. Тарту, 1978. С. 99-104.

Паавер К.Л. Некоторые проблемы развития современной эволюционной морфологии // Folia Vaeriana. Таллин, 1978. Т. 3. С. 69-77.

Паавер К.Л. Значение субфоссильных популяций для разработки эволюционных проблем // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л., 1979. С. 4-11.

Паавер К.Л. Методы оценки обилия субфоссильных костей // Частные методы изучения истории современных экосистем. М., 1979. С. 212-222.

Паавер К.Л., Марк-Курик Э.Ю. Остеолепиформы и возникновение тетрапод // Палеонтол. журн. 1979. № 3. С. 147-148. Рец. на кн.: Воробьева Э.И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб. М., 1977.

Паавер К.Л. Проблемы развития теоретической морфологии // Состояние и перспективы развития морфологии : Мат. к Всесоюзн. совещ. М., 1979. С. 34-38.

Paaver K. On the variation of morphological characteristics of internal remodelling of the bone in the subfossil and recent populations of man in the Estonian Area // European Anthropological Association. II Congress : Abstracts of communications. Brno, 1980. P. 43.

Паавер К.Л. Некоторые проблемы современной эволюционной морфологии // Вестн. АН СССР. 1980. № 2. С. 53-59.

Паавер К.Л. Проблемы изучения эволюции как процесса в эволюционной морфологии // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41, № 2. С. 165-176.

Паавер К.Л. Проблемы целостного изучения процесса эволюции // Микро- и макроэволюция : Мат. симп. Тарту, 1980. С. 32-36.

Паавер К.Л., Сутт Т.Я. Предисловие // Микро- и макроэволюция : Мат. симп. Тарту, 1980. С. 5.

1981

Paaver K., Elberg K. Akadeemik H. Habermani teaduslik, teaduslik-organisatoorne ja ühiskondlik tegevus // Harald Haberman. Personaalnimestik. Tln., 1981. Lk. XXII-XXVIII.

Паавер К.Л. К теории и методологии современной эволюционной морфологии // Современные проблемы эволюционной морфологии животных : Тез. докл. международного симп. М., 1981. С. 77-78.

Паавер К., Эльберг К. Научная, научно-организационная и общественная деятельность академика Х.М. Хабермана // Харальд Мартович Хаберман. Персональный указатель литературы. Таллин, 1981. С. XXIX-XXXV.

1982

Paaver K., Priilinn O. Eesti NSV Teaduste Akadeemia bioloogia-alaste uurimisasutuste koostööst teiste liiduvabariikide teaduskollektiividega // ENSV TA Toim. Bioloogia. 1982. Kd. 31, nr. 4. Lk. 257-261.

Паавер К.Л. Проблемы развития теоретической морфологии // Проблемы развития морфологии животных. М., 1982. С. 32-40.

1983

Paaver K. Inimesest, bioloogist, kultuuriloomest // Looming. 1983. Nr. 4. Lk. 562-563.

Паавер К. Изучение видообразования и новые модели процесса эволюции // Вопросы современного дарвинизма. Тарту, 1983. С. 115-133.

Паавер К.Л. О целостном исследовании эволюционного процесса // Диалектика в науках о природе и человеке : Труды III Всесоюз. совещ. по философским вопросам современ. естествознания. Эволюция материи и ее структурные уровни. М., 1983. С. 290-295.

Паавер К.Л. О системно-историческом подходе к проблеме адаптации и адаптациогенеза // Методологические проблемы эволюционной теории : Тез. симп. "Методологические проблемы эволюционной теории", Кяэрику, 4-7 сентября 1984 г. Тарту, 1984. С. 142-144.

Паавер К.Л. Проблемы целостного подхода в теории адаптациогенеза // Макроэволюция : (мат. I Всесоюз. конф. по проблемам эволюции). М., 1984. С. 93-94.

1985

Paaver K. [Katkend esseest] // Eesti Loodus. 1985. Nr. 5, Lk. 328-330.

Паавер К.Л. К теории и методологии современной эволюционной морфологии // Морфологические исследования животных. М., 1985. С. 144-153.

1987

Паавер К.Л. Об изучении микроэволюционных процессов на палеонтологическом материале // Палеонтол. журн. 1987. № 2. С. 3-8.

КОНФЕРЕНЦИИ И СИМПОЗИУМЫ,

ведущими организаторами или со-организаторами которых являлись сотрудники лаборатории проблем эволюции ИЗБ АН ЭССР

1976

Конференция "БЭР И РАЗВИТИЕ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ", Тарту, 30.IX-I.X.

Публикации: 1) Конференция, посвященная памяти Бера. Тезисы докладов. Тарту, 1976. 81 с.

Редколлегия: В. Каавере, К. Паавер, К. Пыльдвере, Т. Сутт (ответственный редактор).

2) Folia Baeriana III. Бэр и развитие естествознания. Таллин, 1978. 251 с.

Редколлегия: Э. Вареп, Т. Лойт, К. Паавер, Т. Сутт, Х. Трасс, Х. Хаберман.

Редакторы: В. Каавере, К. Паавер, К. Пыльдвере, Т. Сутт (ответственный редактор).

1978

Симпозиум "ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ И ПРОБЛЕМА "ЧЕЛОВЕК-ПРИРОДА", Кляррику, 16.-19.V.

Публикация: Эволюционная теория и проблема "человек-природа". Материалы симпозиума. Тарту, 1978. 118 с.

Редакторы: К. Паавер и Т. Сутт (ответственный редактор).

1979

VI Всесоюзный мирмекологический симпозиум "МУРАВЬИ И ЗАЩИТА ЛЕСА", Сангасте, 4.-7.IX.

Публикация: Муравьи и защита леса. Материалы VI Всесо-

юznego мирмекологического симпозиума (Сангасте, 4-7 сентября 1979 г.). Тарту, 1979. 178 с.

Редколлегия: А.А. Захаров (ответственный редактор), А.А. Мартин (зам. ответственного редактора), Г.М. Дульский, М.А. Кравченко.

1980

Симпозиум "МИКРО- И МАКРОЭВОЛЮЦИЯ", Кяэрику, 2.-5.IX.

Публикация: Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980. 236 с.

Редколлегия: К.Л. Паавер (председатель), Х.И. Каллак (зам. председателя), Т.Я. Сутт (ответственный секретарь), Х.Х. Трасс, И.М. Новодворская.

Редакторы: К.Л. Паавер (ответственный редактор) и Т.Я. Сутт.

1982

Симпозиум "ВОПРОСЫ СОВРЕМЕННОГО ДАРВИНИЗМА", Тарту, 20.XII. (Посвящен 100-летию со дня смерти Ч. Дарвина).

Публикация: Вопросы современного дарвинизма. Тарту, 1983. 190 с.

Под редакцией К. Паавера (ответственный редактор) и Т. Сутта.

1984

Симпозиум "МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ", Кяэрику, 4.-7.IX.

Публикация: Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984. 196 с.

Под редакцией К.Л. Паавера (ответственный редактор), Р.С. Карпинской, И.К. Лисеева, Т.Я. Сутта.

1986

Симпозиум "АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ", Тарту, 16.XII. (Посвящен 65-летию со дня рождения К. Паавера).

АВТОРЫ

КАЛЛАК Хенни, к.б.н., Тартуский государственный университет, кафедра генетики и цитологии (202400 ТАРТУ, ул. Лай 40).

КУЛЛЬ Калеви, к.б.н., Институт зоологии и ботаники АН ЭССР, лаборатория ботаники (202400 ТАРТУ, ул. Ванемуйзе 21).

КУЛЛМАН Беллис, к.б.н., Институт зоологии и ботаники АН ЭССР, лаборатория микологии (202400 ТАРТУ, ул. Ванемуйзе 21).

ЛОЙТ Тынис, к.филос.н., Эстонская сельскохозяйственная академия, кафедра философии (202400 ТАРТУ, ул. Рийа 12).

МЯНД Райво, к.б.н., Институт зоологии и ботаники АН ЭССР, лаборатория орнитологии (202400 ТАРТУ, ул. Ванемуйзе 21).

ОРАВ Тойво, д.б.н., Институт экспериментальной биологии АН ЭССР, сектор молекулярной генетики (203051 ХАРКУ, Институтууди tee 11).

ПААВЕР Тийт, к.б.н., Институт зоологии и ботаники АН ЭССР, отдел гидробиологии (202400 ТАРТУ, ул. Ванемуйзе 21).

ПАЛУМАА Айгар (1958-1987), Институт зоологии и ботаники АН ЭССР, лаборатория проблем эволюции (202400 ТАРТУ, ул. Ванемуйзе 21).

РАХИ Мярт, к.б.н., Институт зоологии и ботаники АН ЭССР, лаборатория энтомологии и нематологии (202400 ТАРТУ, ул. Ванемуйзе 21).

СУТТ Тоомас, к.филос.н., Институт зоологии и ботаники АН ЭССР, лаборатория проблем эволюции (202400 ТАРТУ, ул. Ванемуйзе 21).

CONTRIBUTORS

KALLAK Henni, Cand. Sc., Tartu State University, Chair of Genetics and Cytology (40 Lai Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

KULL Kalevi, Cand. Sc., Institute of Zoology and Botany of the Academy of Sciences of the Estonian S.S.R., Laboratory of Botany (21 Vanemuise Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

KULLMAN Bellis, Cand. Sc., Institute of Zoology and Botany of the Academy of Sciences of the Estonian S.S.R., Laboratory of Mycology (21 Vanemuise Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

LOIT Tõnis, Cand. Sc., Estonian Agricultural Academy, Chair of Philosophy (12 Riia Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

MÄND Raivo, Cand. Sc., Institute of Zoology and Botany of the Academy of Sciences of the Estonian S.S.R., Laboratory of Ornithology (21 Vanemuise Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

ORAV Toivo, D. Sc., Institute of Experimental Biology of the Academy of Sciences of the Estonian S.S.R., Department of Molecular Genetics (11 Instituudi tee, 203051 HARKU, Estonia, U.S.S.R.).

PAAVER Tiit, Cand. Sc., Institute of Zoology and Botany of the Academy of Sciences of the Estonian S.S.R., Department of Hydrobiology (21 Vanemuise Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

PALUMAA Aigar (1958-1987), Institute of Zoology and Botany of the Academy of Sciences of the Estonian S.S.R., Laboratory of Evolutionary Problems (21 Vanemuise Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

RAHI Märt, Cand. Sc., Institute of Zoology and Botany of the Academy of Sciences of the Estonian S.S.R., Laboratory of Entomology and Nematology (21 Vanemuise Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

SUTT Toomas, Cand. Sc., Institute of Zoology and Botany of the Academy of Sciences of the Estonian S.S.R., Laboratory of Evolutionary Problems (21 Vanemuise Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

СОДЕРЖАНИЕ

	стр.
Предисловие	7
ПААВЕР К. Эволюция. Человек. Этика	12
КАЛЛАК Х. Некоторые аспекты органической эволюции в свете системной концепции	23
КУЛЬБ К. Видовая дифференциация как результат би- парентального размножения	35
КУЛЛИМАН Б., РАХИ М. Пути эволюции дискомицетов на адаптивном ландшафте	46
ЛОЙТ Т. Политеоретичность современной биологии и проблема единой теории эволюции	59
МЯНД Р. Структура естественной элиминации и ее соотношение с естественным отбором	74
ОРАВ Т. Определенные аспекты реализации гена как условия его участия в эволюционных процессах	87
Паавер Т. Эволюционное значение генетических про- цессов, протекающих в искусственных популяциях рыб	98
ПАЛУМАА А. Проблема ограничений в эволюционной теории	109
СУТТ Т. Биологический императив	127
Библиография трудов академика К. Паавера	140
Конференции и симпозиумы, ведущими организаторами или соорганизаторами которых являлись сотрудники лаборатории проблем эволюции ИЭБ АН ЭССР (1976-1986)	150
Авторы	152

CONTENTS

	page
Preface	9
PAAVER K. Evolution. Man. Ethics.....	17
KALLAK H. Some aspects of systemic conception of organic evolution	23
KULL K. Speciation as result of biparental reproduction	35
KULLMAN B., RAHI M. Evolution of Discomycetes on adaptive landscape	46
LOIT T. Polytheoretical nature of modern biology and problem of unified theory of evolution	59
MÁND R. Structure of natural elimination and its relation with natural selection	74
ORAV T. Gene realization as a prerequisite for its involvement in evolutionary processes	87
PAAVER T. Evolutionary role of genetic processes in artificial populations of fish	98
PALUMAA A. Problem of constraints in evolutionary theory	109
SUTT T. Biological imperative	127
List of publications by academician K. Paaver	140
Conferences and symposia organized by the Laboratory of Evolutionary Problems of the Institute of Zoology and Botany of the Academy of Sciences of the E.S.S.R.....	150
Contributors	153

АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ.

На разных языках.

Резюме на английском языке.

Тартуский государственный университет,
ЭССР, 202400, г.Тарту, ул.Оликооли, 18.

Ответственный редактор Т. Сутт.

Подписано к печати 29.12.1987.

МВ II939.

Формат 60x84/16.

Бумага писчая.

Машинопись. Ротапринт.

Условно-печатных листов 9,07.

Учетно-издательских листов 8,10. Печатных листов 9,75.

Тираж 500.

Заказ № II22.

Цена I руб. 60 коп.

Типография ТГУ, ЭССР, 202400, г.Тарту, ул.Тийги, 78.