

УДК 576.12 : 591.4 : 001.1

К ВОПРОСУ О ПРИЧИНАХ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОГО ПРОГРЕССА *

А. П. РАСНИЦЫН

Палеонтологический институт АН СССР, Москва

Прогрессивная эволюция (морфофункциональный прогресс) связана с усилением регуляторной функции живого, с появлением и развитием различных механизмов групповой и индивидуальной устойчивости живых объектов в изменчивых условиях. Повышение устойчивости поддерживается отбором, но усиление регуляторной способности невозможно без усложнения, а сложная система сама по себе более уязвима, чем простая. Поэтому прогрессивная эволюция возможна только в том случае, когда с усложнением регуляторная функция растет быстрее, чем уязвимость. В противном случае эволюция может быть и регрессивной. Таким образом, прогрессивная эволюция селектогена, но, видимо, не связана с какой-то особой формой отбора.

Толкования причин и движущих сил прогрессивной эволюции весьма разнообразны. Поэтому прежде чем анализировать причины прогресса, приходится формулировать определение самого понятия прогресса и принимаемых методов выделения прогрессивных этапов эволюции. Фактически для этого необходимо решить, хотя бы в первом приближении, основные трудности теории прогрессивной эволюции (Вишаренко, 1969).

Существует множество определений прогрессивной эволюции живого (Тимофеев-Ресовский, Воронцов и Яблоков, 1969) и только одно общее, философское толкование прогресса как развития от низшего к высшему. Ниже будет идти речь только о той форме эволюционного прогресса, которая соответствует философскому пониманию этого явления. Следовательно, из рассмотрения сразу исключается биологический прогресс (в понимании Северцова), поскольку основные его проявления — расширение ареала и увеличение численности — в философском аспекте не более прогрессивны, чем расширение газа и рост кристалла. То же самое относится и к большинству других типов прогресса, о которых Н. В. Тимофеев-Ресовский с соавт. (1969) справедливо пишет, что «остальные четыре формы (адаптационный [=биологический, *А. Р.*], биотехнический, групповой [=ограниченный, *А. Р.*] и биогеоценотический эволюционный прогресс) являются, в сущности говоря, не чем иным, как адаптациями в общем и специальном смысле этого понятия» (стр. 288). Более близок к общенаучной (философской) трактовке прогресса морфофизиологический прогресс в понимании А. Н. Северцова. Однако название его слишком узко (физиология в привычном толковании не охватывает всех, в том числе и некоторых крайне важных для прогресса биологических функций, например, поведение), а определение, в частности указание на повышение общей энергии жизнедеятельности, довольно неопределенно и может быть просто неверным. Все большее число авторов склоняется к мнению, что основу прогрессивной эволюции, ее специфику составляют не энергетические, а информационные процессы. По-видимому, морфофизиологический прогресс охватывает несколько иной круг явлений, чем общее понятие прогресса в приложении к эволюции.

* Доклад на симпозиуме «Проблемы прогрессивной эволюции», Л., декабрь 1969 г.

Неограниченный прогресс в его классической трактовке слишком узок: «объективно осуществленное в условиях Земли развитие от простейших живых существ до человека позволяет выделить в общей эволюции живого магистральную линию, эта линия может быть названа «неограниченным прогрессом» (Дж. Хаксли, 1923). Выделение в развитии живой природы на Земле направления, ведущего к возникновению человека, логически оправдано...» (Тимофеев-Ресовский и др., 1969, стр. 283). Тем не менее трудно согласиться, что в действительности развитие от низшего к высшему наблюдалось только в одной ветви. С другой стороны, если всю линию эобииотов к человеку считать прогрессивной, то снимается известная проблема о регрессе как условии дальнейшего прогресса («временное отступление перед прорывом»). А ведь регрессивные этапы в этой линии явно были. Например, ланцетник обладает пассивным питанием, а его предки, возможно, были вторично сидячими, как современные крыложаберные. Об этом свидетельствует наличие у тех и других эндостила — органа пассивного питания.

Авторы упомянутой книги, видимо, хорошо понимают эти трудности, поскольку в качестве возможного критерия неограниченного прогресса указывают на совершенствование регуляторных способностей организма. Как известно, процесс регулирования охватывает гораздо более широкий круг явлений, чем эволюция «от амебы до человека» (Расницын, 1966). Один из соавторов упомянутой книги, А. В. Яблоков (1968), в свое время отказался от первоначального узкого понимания неограниченного прогресса.

Расширенная трактовка неограниченного прогресса, видимо, охватывает весь круг действительно прогрессивных биологических явлений. Однако использовать это название в указанном смысле едва ли разумно, так как широко распространены иные его толкования. Наилучшим было бы название «биологический прогресс», т. е. прогресс биологических объектов, но оно уже преокупировано. Поэтому для обозначения прогрессивных (в философском плане) явлений в биологии предлагается название морфофункциональный прогресс — достаточно широкое и в то же время отражающее преемственность с идеями Северцова.

Основные концептуальные трудности теории прогресса состоят (Вишаренко, 1969) в том, что прогрессивность должна оцениваться, в частности (или преимущественно), по его значению для отдаленных этапов эволюции, т. е. ретроспективно. Это неизбежно делает критерии прогресса условными и субъективными. Ретроспективный подход четко, даже утрированно демонстрируемый узко понимаемой концепцией неограниченного прогресса (Пномаренко, 1969), не единственный. Существует иной путь, намеченный, например, Эшби в его известном определении определения: 1) «оно должно иметь форму критерия, разделяющего все системы на два класса; 2) его применение должно быть полностью объективным; 3) результат его применения к типичным и бесспорным случаям не должен расходиться со здравым смыслом» (Эшби, 1964, стр. 58).

С этой точки зрения для выявления критериев прогресса нужно проанализировать несомненно прогрессивные этапы эволюции, чтобы выявить общие черты наиболее существенных особенностей этих явлений. Наличие существенного сходства разных этапов прогрессивной эволюции *arguere* не очевидно, поскольку их сущность может оказаться совершенно различной (Кремянский, 1969). Тем не менее стоит попытаться найти такие единые критерии прогресса, так как их познавательное значение очень велико.

Первый безусловно прогрессивный этап эволюции — самовозникновение жизни. Споры о сущности жизни не утихли до сих пор, тем не менее вполне очевидно, что одна из важнейших особенностей живого состоит в его способности эволюционировать в условиях естественного отбора (Уоддингтон, 1970). Это свойство связано с ультрастабильностью

живого, достигаемой, однако, с помощью иного механизма, чем классический гомеостат Эшби (1964). Принцип действия гомеостата Эшби состоит в том, что система, попавшая в неблагоприятные условия, начинает последовательно и в случайном порядке сменять все доступные ей способы поведения до тех пор, пока не будет найден способ, обеспечивающий возвращение системы в оптимальное состояние. Таким образом, гомеостат действует по принципу проб и ошибок (или, как говорит Эшби, по принципу поиска и остановки). В отличие от такой системы эволюция обеспечивается одновременно испытанием множества способов поведения с последующим перераспределением их частот в пользу лучших вариантов. Эта система может быть названа параллельным гомеостатом в отличие от классического, последовательного гомеостата.

Параллельный гомеостат может возникнуть лишь в системе с определенными свойствами. В частности, его можно построить только из дискретных элементов (особей). В число функций последних должно входить создание подобных им особей таким образом, чтобы количество вновь созданных элементов каждый раз превосходило количество их родителей. Такое размножение должно сопровождаться передачей информации о способах построения особи с сохранением случайных вариантов (ошибок, искажений) этой информации, т. е. с наследуемой изменчивостью. Материальным воплощением способности к размножению с наследуемой изменчивостью оказалось кодирование информации на линейных полимерах типа ДНК, способных в определенных условиях к конвариантной редупликации.

Способность к размножению предполагает весьма сложную организацию (структуру) особей, а сам процесс размножения связан с затратой значительных количеств энергии (и вещества). Другими словами, особи должны характеризоваться низким уровнем как информационной, так и термодинамической энтропии. Поддержание негэнтропии обоих типов требует постоянного обновления структурных элементов особи, т. е. обмена веществ.

Таким образом, все основные особенности жизни — дискретность, размножение с изменчивостью и наследственностью, информационная и термодинамическая антиэнтропийность, обмен веществ — оказываются тесно связанными с организацией по принципу параллельного гомеостата. Поэтому логично связать возникновение жизни с возникновением такой организации и считать появление гомеостата сущностью прогрессивных изменений на этом этапе. Причины возникновения параллельного гомеостата достаточно ясны. Такая система обладает ультрастабильностью, т. е. способна преимущественно сохраняться в изменчивых условиях. Любые изменения, способствующие появлению и совершенствованию ультрастабильности, поддерживаются естественным отбором. Таким образом, первый этап морфофункционального прогресса имеет селектогенную природу.

В качестве следующего несомненного этапа прогрессивной эволюции часто указывают возникновение многоклеточности, как условия дальнейшего усложнения и совершенствования организмов (Заморский, 1969; Миклин, 1969,) так как с ее помощью достигается увеличение размеров организма, без чего дальнейшее усложнение было невозможным (де Шарден, 1965). При ретроспективном подходе это, конечно, прогресс, но ретроспективный анализ в данном аспекте не представляется законным.

Попытаемся представить себе сам процесс перехода от одноклеточности к многоклеточности. Первым его этапом, по-видимому, было нерасхождение дочерних клеток (или основных клеточных элементов?) после деления. Будучи пространственно связанными, эти клетки были существенно ограничены в своих функциях, а впоследствии соответственно упрощены и морфологически. В то же время межклеточные дифференциации и взаимодействия вначале несомненно были слабы и не компенсировали

упрощения клеток. Таким образом, первые этапы перехода к многоклеточности сопровождались упрощением организации как отдельных клеток, так и всего организма (колонии) по сравнению со свободноживущей клеткой. Особенно сильно пострадала при этом целостность организма.

Увеличение размеров целого (колонии, организма) ставило его в иные отношения со средой, а способы взаимодействия с ней какое-то время оставались прежними. Это не могло не вызвать трудностей с питанием, дыханием, выделением, с межклеточным обменом пищей, кислородом и т. д. Очевидно, и общий обмен, и общая активность первых многоклеточных были сильно понижены. Считать такие организмы более прогрессивными, чем их предки (одноклеточные), нет оснований. Конечно, возникновение многоклеточных было результатом приспособления к определенным, пока недостаточно изученным условиям. Тем не менее это был морфофункциональный регресс, который оказался условием дальнейшей прогрессивной эволюции.

Поскольку возникновение многоклеточности приходится исключить из числа случаев несомненно прогрессивной эволюции, в качестве следующего такого этапа рассмотрим сразу переход от низших форм живого к высшим. На этом огромном отрезке, очевидно, происходило множество разнообразных прогрессивных изменений. Тем не менее их можно в той или иной степени обобщить, рассматривая развитие регуляторных способностей живого.

Дальнейшее совершенствование параллельного гомеостата осуществлялось различными способами упорядочения наследственной информации и способов ее передачи (хромосомы, митоз) и появлением нового, более экономного источника наследственных изменений — рекомбинации (мейоз, кроссинговер, оплодотворение, популяционные структуры и т. д.). Селектогенный характер и прогрессивность этих изменений ясны из сказанного выше.

Наряду с совершенствованием параллельного гомеостата на ранних этапах эволюции возникает и затем совершенствуется последовательный гомеостат. Это уже механизм индивидуальной, а не групповой ультрастабильности, повышающий вероятность выживания в изменчивых условиях каждой отдельной особи. Поэтому появление и развитие соответствующих свойств должно было поддерживаться отбором. Такими свойствами оказались высокая и разнообразная индивидуальная активность и способность быстро реагировать на неблагоприятные изменения сменой, хотя бы и случайной, способов своего поведения. Другими словами, развитие последовательного гомеостата требует быстрого совершенствования эффекторных систем организма и органов чувств и ведет к увеличению его сложности, и в то же время целостности (дифференциация и интеграция организма). В результате повышается индивидуальная устойчивость в изменчивых условиях, т. е. автономность по отношению к ним. Таким образом, развитие свойств последовательного гомеостата сопровождается всеми основными атрибутами прогрессивной эволюции. Можно сделать вывод, что этот процесс представляет собой существо многих этапов морфофункционального прогресса. Выше было показано, что причиной прогрессивных изменений и здесь оказывается естественный отбор.

При всей своей прогрессивности последовательный гомеостат обладает существенными недостатками. Действительно, затраты на построение и функционирование организма, способного к многообразной активности, весьма велики, а вероятность отыскания оптимального способа поведения в допустимое время при случайном поиске невелика. Поэтому последовательный гомеостат быстро дополняется так называемым абсолютным регулятором. Под абсолютным регулированием понимается способность системы к закономерному, а не случайному адаптивному ответу на неблагоприятное воздействие (Эшби, 1959). Закономерное адаптивное поведение возможно при наличии информации о неблагоприятном фак-

торе, о способах защиты от него и о явлениях, предшествующих ему. Последние используются в качестве сигналов, позволяющих организму заблаговременно принять нужные меры. Примером наиболее универсальных сигналов грозящей опасности могут служить ощущения боли, голода, холода и т. д.

Информация, необходимая для деятельности абсолютного регулятора, добывается так же, как и любая другая информация, — с помощью поиска и отбора (запоминания) подходящих вариантов поведения. Системы, обеспечивающие отбор информации, к моменту появления абсолютного регулятора уже существовали (параллельный гомеостат, с помощью которого добывается наследуемая, запоминаемая в генотипе, информация, и последовательный гомеостат, источник индивидуального опыта). Таким образом, информация добывается методом проб и ошибок. Правда, накопленный опыт позволяет организовывать эти пробы в соответствии с уже имеющейся информацией о вероятности благополучного результата этого или иного действия в определенных условиях. Таким образом, поиск оказывается не совсем случайным, но он остается поиском, методом проб и ошибок, сопряженным с риском гибели — неизбежной платой за информацию.

Добытая с таким трудом информация, попадая в абсолютный регулятор, позволяет организму и популяции уже безошибочно приспосабливаться к изменениям условий. При этом целенаправленная адекватная реакция может повторяться неограниченное число раз (конечно, до тех пор, пока не изменится соотношение между данным неблагоприятным фактором, его сигналом и способом защиты от него).

Развитие абсолютного регулятора сопровождается совершенствованием систем, ответственных за прием информации от среды, ее переработку и передачу сигналов эффекторам, и резким увеличением объема памяти. Одним из основных результатов развития способности к абсолютному регулированию было возникновение и совершенствование нервной системы, в особенности центральных ее отделов. Прогрессивный характер абсолютного регулятора очевиден так же, как и селектогенность его развития: его деятельность обеспечивает быструю и эффективную адаптацию и резко повышает вероятность выживания организма в постоянно изменяющихся условиях.

Один из путей усиления абсолютного регулятора заслуживает особого рассмотрения. Речь идет о надгаметных связях (Кремянский, 1969), называемых также сигнальной наследственностью. Надгаметные связи проявляются в непосредственном, минуя гаметы, обмене информацией между особями одного и последовательных поколений. Скорость такого обмена несравнима со скоростью обмена генами, и при развитых надгаметных связях каждой особи оказывается доступным огромное количество информации, накопленной особями вида в течение ряда последовательных поколений. В результате резко возрастает мощность абсолютного регулятора, и ошибочное поведение, влекущее за собой преждевременную гибель особи, оказывается неизбежным, главным образом, в тех случаях, когда организм оказывается в условиях новых не только для него, но и для всего вида.

Поле деятельности отбора и скорость биологической эволюции (перестройки генофонда) резко сокращается, и система постепенно освобождается от ограничений, накладываемых на нее основными биологическими закономерностями. Впоследствии, когда объем накопленной информации позволит создавать модели организма, мысленные или вещественные, испытание новых условий на этих моделях, а не на самих организмах, позволит еще более снизить неизбежную смертность в пререпродуктивный и репродуктивный период. После этого отбор становится несущественным фактором, биологическая эволюция тормозится, а сама система, выйдя из сферы действия основных биологических закономерностей, превраща-

ется из биологической в социальную. Прогрессивность этого изменения не требует доказательств. Его адаптивность (снижение смертности) также очевидна. Можно сказать, что естественный отбор, обеспечивший возникновение и прогрессивную эволюцию биологических систем, в конце концов приводит к отрицанию их биологического характера, а тем самым и к отрицанию самого себя.

Итак, морфофункциональный прогресс в период возникновения жизни оказывается связанным с возникновением параллельного гомеостата. Дальнейшая прогрессивная эволюция сопровождалась совершенствованием параллельного гомеостата и, кроме того, развитием последовательного гомеостата и абсолютного регулятора. Превращение биологической системы в социальную обусловило скачкообразное усиление абсолютного регулятора, вызванное резким расширением надгаметных связей. Все эти изменения качественно различны, но их объединяет нечто общее: все они достигаются разными способами усиления регуляторных функций. Именно поэтому увеличение мощности регулятора и было предложено в качестве критерия морфофункционального прогресса (Пономаренко, 1966; Расницын, 1966, 1969).

Выше было показано, что прогрессивные изменения, в частности совершенствование регуляторных способностей живых систем, в изменчивых условиях адаптивны и должны поддерживаться отбором. Поскольку условия на земле всегда изменчивы, этот вывод находится в противоречии с общеизвестным фактом, что эволюция далеко не всегда прогрессивна, а может быть и прямо регрессивной. Дело здесь в том, что изменчивость условий — величина более субъективная, чем объективная. Она определяется не столько амплитудой колебаний того или иного фактора, сколько влиянием этих изменений на организм или популяцию. Это влияние четко связано со сложностью, так как сложная система сама по себе гораздо легче повреждается различными воздействиями. Усиление регулятора всегда связано с усложнением, а следовательно, и с увеличением изменчивости среды, так как для более сложной системы оказываются важными такие факторы и изменения, которые менее сложная система просто не замечает. Поэтому отбор допускает только такое усиление регулятора, которое обеспечивает опережающий рост регуляторных способностей организма и популяции по отношению к изменениям среды. Если же при усложнении разнообразие условий растет быстрее, чем мощность регулятора, а при упрощении — быстрее падает, то отбор будет способствовать упрощению, т. е. регрессу. Фактически эволюция идет в том направлении, при котором соотношение между разнообразием среды и мощностью регулятора изменяется в пользу регулятора. Это значит, что отбор на устойчивость в изменчивых условиях, ответственный за морфофункциональный прогресс, в равной степени может вызвать и регрессивную эволюцию. Специфической формы отбора, обуславливающей прогрессивную эволюцию, видимо, не существует.

Итак, третья, по схеме В. С. Вишаренко, группа трудностей теории прогрессивной эволюции, по-видимому, может быть решена при использовании регуляторных функций в качестве критерия прогресса.

К последней, четвертой группе, В. С. Вишаренко относит трудности объяснения причин и механизмов прогрессивной эволюции. Выше были приведены соображения, которые, как нам кажется, позволяют сделать вывод о том, что морфофункциональный прогресс имеет селектогенную природу и возникает в результате отбора наиболее устойчивых организмов и групп в изменяющихся условиях. Что касается приводимых В. В. Вишаренко высказываний Райта (Wright, 1964), которому не удалось обнаружить механизмов, способных переводить группу с одного «адаптивного пика» на другой, то они имеют лишь косвенное отношение к прогрессивной эволюции. Для последней более характерно не изменение адаптивной зоны, а расширение ее. Первые земноводные, использо-

завшие сушу для отдыха, а питавшиеся и размножавшиеся в воде (Шмальгаузен, 1964), едва ли были намного более прогрессивны, чем породившие их кистеперые. Прогрессивной была дальнейшая их эволюция.

Впрочем, и в отношении проблемы смены адаптивных зон возражения Райта не могут быть приняты. Эволюционный ландшафт, по мнению Симпсона (1948), больше напоминает волнуемое море, чем застывший пейзаж. Поэтому разные адаптивные пики, большую часть времени изолированные друг от друга, иногда соединяются «мостиками», по которым популяции могут переходить из одной адаптивной зоны в другую. Так, перенаселенность пресных водоемов могла сделать для предков земноводных временный выход на сушу более благоприятным, чем постоянное пребывание в воде. Не следует также думать, что в стабильных условиях отбор всегда имеет центростремительное направление, сужая адаптивную зону вокруг оптимума. Напротив, повышение плотности и зависимой от нее смертности в центре зоны создает статистически одинаковые условия существования в любой точке адаптивной зоны (Расницын, 1969) и стимулирует попытки расширения границ последней вплоть до перехода на соседние пики.

Таким образом, трудности теории прогрессивной эволюции, по-видимому, преодолимы. Во всяком случае скептическое отношение к этой проблеме кажется неоправданным, и не исключено, что стройная теория прогресса будет создана в сравнительно короткое время.

ЛИТЕРАТУРА

- Вишаренко В. С. 1969. О некоторых трудностях теории арогенеза. Проблемы прогрессивного развития в живой природе и технике. Тез. докл. на симпозиуме. Л., 47—50.
- Заморский А. Д. 1969. Полимеризация систем как условие прогресса. Проблемы прогрессивного развития в живой природе и технике. Тезисы докладов на симпозиуме. Л., 7—11.
- Крестьянский В. И. 1969. Структурные уровни живой материи. «Наука», М.
- Миклин А. М. 1969. Информационный критерий высоты организации и прогрессивного развития живого. Проблемы прогрессивного развития в живой природе и технике. Тез. докл. на симпозиуме. Л., 82—86.
- Пономаренко А. Г. 1966. Развитие регулирующей способности живых организмов. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., № 3, 150.— 1969. О некоторых критериях прогрессивного развития в живой природе. Проблемы прогрессивного развития в живой природе и технике. Тез. докл. на симпозиуме. Л., 90—93.
- Расницын А. П. 1966. Увеличение мощности регулятора как критерий прогресса. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., № 3, 149—150.— 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. «Наука», М.
- Симпсон Дж. Г. 1948. Темпы и формы эволюции. Изд-во иностр. лит., М.
- Тейарде Шарден П. 1965. Феномен человека. «Прогресс», М.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. 1969. Краткий очерк теории эволюции. «Наука», М.
- Шмальгаузен И. И. 1964. Происхождение наземных позвоночных. «Наука», М.
- Яблоков А. В. 1968. О разных формах прогрессивного развития в органической природе. Проблемы эволюции, 1, 98—115.
- Уоддингтон К. Х. 1970. Основные биологические концепции. В сб.: На пути к теоретической биологии. I. Прологомены. «Мир», М., 11—38.
- Эшби У. Р. 1959. Введение в кибернетику. Изд-во иностр. лит., М.— 1964. Конструкция мозга. «Мир», М.
- Wright S. 1964. Evolution Organic, Encyclopedia Britanica, 13.

Статья поступила в редакцию
20.11.1971