

Шмальгаузен И.И.

Кибернетические вопросы биологии

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 57
ББК 28
Ш71

Ш71 **Шмальгаузен И.И.**
Кибернетические вопросы биологии / Шмальгаузен И.И. – М.: Книга по Требованию, 2013. – 224 с.

ISBN 978-5-458-46881-7

ISBN 978-5-458-46881-7

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2013
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2013

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первозданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Работы Ивана Ивановича Шмальгаузена (1884—1963), подводящие итог всей его научной деятельности, написаны на новом для биологов языке теории информации. Они являются крупным событием в истории науки. И. И. Шмальгаузен установил контакт между биологией и кибернетикой в той области науки о жизни, которая до него с позиций кибернетики никем не рассматривалась. И. И. Шмальгаузен первым в мире рассмотрел эволюцию органического мира с позиций теории информации. Он развил взгляд на эволюцию как на регулируемый процесс. Тот процесс регуляции, который завершается изменением представителей того или иного вида живых существ, и притом изменением гармоническим, и который называется эволюцией, протекает на надорганизменном уровне организации живого — в биогеоценозе. Биогеоценоз выступает по отношению ко всем составляющим его популяциям видов как управляющее устройство. Контроль и регуляция взаимозависимостей популяций разных видов друг с другом и с неживыми компонентами биогеоценоза совершаются через отбор, или дифференциальное участие особей в воспроизведении следующего поколения. Гибель, полное или частичное устранение от размножения всех, кто не может выполнять биогеохимическую функцию, поддерживает устойчивость процессов циркуляции вещества и энергии в биогеоценозе и вместе с тем обеспечивает эволюцию отдельных видов. Эволюция является побочным, но неизбежным результатом поддержания устойчивости системы высшего, по отношению к организму, ранга. Отбор, осуществляя контроль и регуляцию, т. е. поддерживая стационарное состояние биогеоценоза, тем самым становится движущим фактором эволюции вида и обеспечивает не просто изменение вида как системы, которое могло бы привести ее к разрушению, а переход системы из одного гармонического (устойчивого по принципу регулирования) состояния в другое гармоническое состояние. Выделив на этом уровне целостный объект, в котором протекает процесс циркуляции информации и имеется управляющее устройство и управляемый объект, каналы прямой и обратной связи, генераторы помех и самонастраивающиеся устройства, И. И. Шмальгаузен способствовал развитию идеи целостности биологических систем.

Одна из основных задач кибернетики — раскрыть механизм поддержания целостности сложных систем в условиях динамического режима — стояла в центре внимания И. И. Шмальгаузена всегда. Его книга, посвященная факторам индивидуального развития особи, носит название «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии». Она выдержала два издания — в 1938 и 1942 гг. В 1964 г. вышла в свет книга И. И. Шмальгаузена «Регуляция формообразования в индивидуальном развитии», подводящая итог современным представлениям о регуляции индивидуального развития особи. Эта работа, в сущности, так

же, как и публикуемые в сборнике статьи, относится к биокибернетике. Развитие особи рассматривается в ней как процесс самонастройки, основанный на сложной системе регуляции по принципу обратной связи.

И. И. Шмальгаузен показал, что множественное регулирование по принципу обратной связи, или самонастройка развивающегося организма, лежит в основе поддержания устойчивого состояния, обеспечивает сохранение устойчивости процесса развития при нерегулярно меняющихся внешних условиях, обеспечивает надежность достижения результата развития в регулярно меняющихся условиях среды. Самонастройка составляет основу приспособленности организма к среде и взаимного приспособления органов друг к другу. Но она же составляет и основу приспособляемости, правда, на другом — надорганизменном — уровне организации жизни.

Уже в книгах, посвященных эмбриональному развитию особи, И. И. Шмальгаузен не только показал существование регуляторных механизмов индивидуального развития, но и раскрыл, как эти регуляции возникают в эволюции. В 1939 г. И. И. Шмальгаузен опубликовал книгу «Пути и закономерности эволюционного процесса», в 1946 г. вышла в свет его книга «Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора». Обе эти книги специально посвящены возникновению регуляторных механизмов в эволюции. И. И. Шмальгаузен вскрыл, каким образом отбор, способствуя образованию регуляторных механизмов индивидуального развития, меняет характер развития и создает устойчивые формы, остающиеся неизменными при неизменных условиях среды и способные изменяться, как только условия среды изменились. Целостность организма, согласно этой концепции, является одновременно условием сохранения устойчивости и предпосылкой преобразования. Само преобразование, т. е. создание новой наследственной программы, осуществляется с помощью сил, оперирующих уже на уровне множества особей — в биогеоценозе и на больших отрезках времени, выходящих за рамки жизни особи в процессе смены поколений.

Вклад И. И. Шмальгаузена в науку не исчерпывается изучением основных движущих сил эволюции и установлением путей и закономерностей эволюционного процесса. На его долю выпало воплотить основную идею века и перебросить мост между наукой девятнадцатого века и наукой сегодняшнего дня.

Эволюционная идея зародилась и развивалась в девятнадцатом веке в качестве оппозиции представлению о неизменности мира, но своего апогея она достигла в нашем столетии, и ее поистине можно считать детищем двадцатого века. Только в двадцатом веке с развитием генетики стали ясны взаимоотношения между изменчивостью и эволюцией, и принцип отбора получил экспериментальное и математическое обоснование.

В прошлом веке идея неизменности органического мира нашла своего яркого выразителя в лице Ж. Кювье. Но такова диалектика познания, что полное обоснование какой-либо идеи завершается в рамках самой системы доказательств рождением противоположной идеи. Создатель научной теории неизменности видов Кювье может быть с полным правом назван одним из творцов эволюционной идеи. Именно ему принадлежит мысль о смене фаун и флор, о вымирании целых больших групп животных, исчезнувший облик которых он воссоздавал с таким успехом. Вызывая к жизни вымершие формы, предсказывая находки ископаемых, Кювье исходил из своей теории постоянства и неизменности видов и ее двух основных принципов — принципа корреляций и принципа условий существования. Неизменность вида входила, согласно Кювье, в организованность, упорядоченность природы. Его теорию катастроф, или смен

фаун и флор, в данной ограниченной области можно назвать теорией эволюции при неизменности видов, теорией нарушения гармонии природы только в результате катастрофических событий общеземного масштаба.

Теория типов, теория гармонии природы и теория неизменности видов прекрасно согласовались друг с другом и составляли фундамент естествознания первой половины девятнадцатого века. Познавательная ценность этих представлений об устойчивости органического мира была огромна. Представление о неизменности видов легло в основу их классификации. Теория типов позволяла делать прогнозы.

Способность видов меняться, приспосабливаясь к новым условиям, была неизвестна. То, что виды меняются, не знали, но что такое вид, знали отлично. Гениальная эволюционная идея Ламарка, на полстолетия опередившего свое время, не нашла отклика отчасти потому, что, ополчившись на постоянство вида, он направил свою полемику и против его реальности. Ч. Дарвин впервые обосновал эволюцию и убедил своих современников именно потому, что он сочетал признание реальности вида с научной теорией его изменяемости. Совершенно не случайно основной труд Дарвина озаглавлен: «Происхождение видов путем естественного отбора». В двадцатом веке идею гармонии природы сменила идея эволюции. Познавание принципов эволюции, самого механизма преобразования, проникновение статистического способа мышления в биологию и ясное понимание длительности геологического времени завершилось созданием Дарвином стройной эволюционной теории. Принцип гармонии природы, теория типов и представление об устойчивости вида отодвинулись в сознании людей на задний план, а многим казались опровергнутыми. С течением времени, однако, полное обоснование эволюционной идеи породило свою противоположность. В науке двадцатого века вновь возродилась идея устойчивости. И с тем же благородным рвением, с каким человеческая мысль разрушала теорию типов и теорию неизменности видов, она устремилась на поиски механизмов поддержания устойчивости.

В 1928 г. один из самых могучих умов века В. И. Вернадский говорил: «В геохимическом аспекте, входя как часть в мало изменяющуюся, колеблющуюся около неизменного среднего состояния биосферу, жизнь, взятая как целое, представляется устойчивой и неизменной в геологическом времени». Подчеркнув резкое изменение форм жизни, исчезновение одних видов и появление других, В. И. Вернадский, однако, пишет: *«В сложной организованности биосферы происходили в пределах живого вещества только перегруппировки химических элементов, а не коренные изменения их состава и количества — перегруппировки, не отражавшиеся на постоянстве и неизменности геологических — в данном случае геохимических — процессов, в которых эти живые вещества принимали участие. Это новый факт огромной научной значимости, вносимый в биологию геохимическим изучением жизни»* (курсив В. И. Вернадского). Указав на различие в темпах эволюции разных видов, В. И. Вернадский говорит: «Устойчивость видовых форм в течение миллионов лет, миллионов поколений, может быть, даже составляет самую характерную черту живых форм, заслуживающую глубокого внимания биолога. Вероятно, мы видим в этих чисто биологических явлениях проявление той же неизменности жизни в основном своем бытии на всем протяжении геологической истории, какую в другой форме вскрывает нам ее положение в структуре биосферы.

Мне кажется, эти явления устойчивости видов заслуживают более серьезного внимания биолога, чем это сейчас имеет место».

Говоря об изменении всего научного мировоззрения ученых за последние 70 лет, прошедших со времени выхода в свет «Происхождения видов» Дарвина, В. И. Вернадский пишет: «Эволюция видов заняла центральное место в этом мировоззрении, привлекла к себе внимание до такой степени, что затемнила другие, не менее, если не более, важные биологические явления» *.

Постоянство запаса веществ, которые могут быть использованы в процессах жизнедеятельности, а также постоянство потока солнечной энергии, по-видимому, однозначно определяет интегральные рамки жизненных процессов. Эволюция живых форм определяется борьбой между различными индивидуумами и их сообществами разных уровней за возможность использования определенной доли этих благ. В таком виде В. И. Вернадский сумел раскрыть на уровне биосферы в целом взаимодействие эволюционного процесса и идеи устойчивости живой природы. Однако в рамках самой биологии эти определяющие концепции — константности и историзма — были разобщены вплоть до работ И. И. Шмальгаузена.

Можно без преувеличения сказать, что само изменение подчинено подчас сохранению неизменного состояния. Неизменность в главном только и может быть достигнута путем изменения частных. Это касается как смены фаун и флор в качестве механизма, сохраняющего неизменность геохимических функций живого вещества биосферы, что имел в виду В. И. Вернадский, так и изменения вида, поддерживающего на неизменном уровне его роль в биогенной миграции атомов.

В 1938 г. И. И. Шмальгаузен выступил со своей знаменитой теорией стабилизирующего отбора **.

В 1946 г. вышла в свет книга И. И. Шмальгаузена «Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора». Согласно этой теории, отбор не только преобразует данный вид организмов, но и способствует стабилизации уже достигнутых приспособлений.

Преимущественное участие в воспроизведении следующего поколения особей, отличающихся от нормы, ведет к преобразованию вида. В этом случае выступает на сцену отбор в его преобразующей форме.

Гибель всех, кто отличается от нормы, кто изменился в ответ на проходящие стимулы или реагировал на случайные колебания в условиях существования, ведет к стабилизации вида. Стабилизация касается при этом только конечного результата развития, который остался неизменным. Перед нами стабилизирующая форма отбора. Само развитие меняется. Повышается роль внутренних факторов развития по сравнению с внешними, на место внешних стимулов становятся внутренние управляющие механизмы развития. Усиливается генный контроль развития. Организмы становятся независимыми от случайных колебаний в факторах среды, они полнее и лучше могут использовать среду в процессе своей жизнедеятельности. Как эмбриональное развитие особи, так и ее жизнедеятельность во всех проявлениях, начиная от длительности разных фаз жизненного цикла и кончая поведением, защищены высоким порогом реагирования от неблагоприятных воздействий среды. В основе неизменности конечного результата развития, надежности функционирования лежат механизмы, поддерживающие постоянство внутренней

* В. И. Вернадский. Эволюция видов и живое вещество. «Природа». 1928, № 3, стр. 227—250; Избранные сочинения, т. V, стр. 238—251. М., Изд-во АН СССР, 1960.

** И. И. Шмальгаузен. Пути и закономерности эволюционного процесса. М., Изд-во АН СССР, 1939; Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., Изд-во АН СССР, 1938. 1942.

среды, множественное обеспечение развития органов, способность тканей и органов реагировать по принципу «все или ничего», способность организма в целом отыскивать подходящие условия среды и подготавливаться заранее к наступлению или уходить от неблагоприятных условий.

У высших представителей животного царства достигается постоянство ионного состава плазмы крови и температуры тела. На генном уровне работают такие механизмы, как полигенная обусловленность признака — полимерия. У диплоидных и полиплоидных организмов к ней присоединяется доминирование одного аллеломорфа над другим. Уже одного гена достаточно, чтобы вызвать развитие нормального признака, а между тем в каждой клетке диплоидного организма их два, а у полиплоидного — еще больше. Политенизация хромосом и увеличение числа наборов хромосом в соматических клетках относятся к той же категории множественного обеспечения конечного результата развития, что и полимерия. Вторичный переход одной или части хромосом от диплоидного к гаплоидному состоянию у самцов двукрылых насекомых, клопов, некоторых рыб и у млекопитающих, включая человека, сопровождается компенсацией дозы генов со стороны других генов хромосомного набора. Полимерия, диплоидность и полиплоидия, политения и компенсация дозы гена защищают организм от помех, возникающих в процессе его собственного развития и унаследованных им от родителей. Мутации, возникающие в половых и в соматических клетках, чтобы осуществить свое действие, должны пробиться через заслон множественного генного обеспечения.

Не только неизменность конечного результата развития, но и характер реакции на воздействие среды носит ярко выраженный регуляторный характер. Внешние стимулы преобразуются организацией живого в сигналы и взаимодействие со средой приобретает характер обмена информации, т. е. передачи кодовых знаков. Подчас пусковым механизмом служит одно воздействие среды, а возникающие структуры или функции служат защитой совсем от других воздействий среды. Не холод — причина осеннего сбрасывания листьев многолетними растениями высоких широт, отлета птиц, линьки птиц и зверей, не засуха — причина сбрасывания листьев растениями засушливого климата, не запах заставляет пчел — сборщиц нектара — выбирать правильный путь к растению-медоносу. Во многих случаях сигналом наступающих перемен, к которым надлежит приспособиться, служит изменение длины дня. Реакция многих тканей и органов осуществляется по принципу «все или ничего», в некоторых случаях воздействия среды носят характер пускового механизма и вся специфичность реакции, включая ее количественное выражение, всецело определяется природой реагирующего материала. Сама реакция становится защитой от помех, исходящих извне и изнутри. Охранительным механизмом служит поведение животного и реакции на среду растений. Согласование ритмов жизнедеятельности с сезонными и суточными изменениями сред достигается в некоторых случаях с помощью биологических часов, имеющих внутренний завод.

Интуиция, вся сфера подсознательного, весь врожденный компонент поведения (включающий безусловные рефлексы и инстинкты) относится к сфере внутренней регуляции поведения, носит охранительный характер и в конечном счете служит поддержанию устойчивости системы. Независимым может стать в процессе эволюции не только формирование организма как целого или отдельных систем органов по отношению к среде, но и рост отдельных органов по отношению друг к другу. Эту независимость роста И. И. Шмальгаузен обнаружил, когда в двадцатые годы сравнивал количественные показатели или константы роста разных органов эмбриона. Он выделил три константы: начальный размер ткани,

ставшей на путь специфической дифференцировки и положившей начало развитию органа, скорость роста и продолжительность роста. Выяснилось, что рост разных органов отличается по всем этим показателям. Эту независимость констант роста разных органов И. И. Шмальгаузен назвал гетерономным ростом.

Независимость частей системы друг от друга — частное проявление стабильности. Независимость частей ярко выявляет себя в эмбриональном развитии животных с мозаичным типом эмбриогенеза, она видна на примере независимости размеров цветков у тех растений, пыльца которых переносится каким-нибудь одним видом насекомых. Независимость частей сказывается в функционировании мозга, в полях действия и независимом друг от друга мутировании генов. Независимость генотипа от фенотипа — такой же закон органической материи, как независимость атомарной структуры от молекулярной — всей материи без исключения.

Закон ненаследования признаков, приобретенных организмом в индивидуальном развитии, основан на отсутствии обратной связи от фенотипа к генотипу.

Независимость — это такое же фундаментальное явление природы, как и наличие взаимозависимости.

Попытки рассмотреть возникновение независимости в процессе эволюции с помощью отбора делались неоднократно. Наиболее ярко в истории науки нашего века выделяются две из них — теории орнитолога Ллойда Моргана и биоматематика Р. Фишера. Ни одна из них не поднимается до уровня общей теории стабилизации, будучи применена к ограниченной области явлений. Л. Морган в самом начале века, задумываясь над взаимоотношением привычки и инстинкта у птиц, выдвинул гипотезу, что приобретенная реакция на среду, или привычка, в процессе смены поколений может стать врожденным компонентом поведения, или инстинктом, в результате отбора мутаций, совпадающих по своему фенотипическому выражению с привычкой, приобретенной в течение жизни особи. Эту форму отбора Л. Морган назвал совпадающим отбором. Одновременно аналогичные идеи были высказаны палеонтологом Осборном и эмбриологом Болдуином. Осборн говорил об органическом отборе, как о механизме включения первоначально ненаследственных признаков в процесс эволюции, Болдуин назвал то же явление гармоническим отбором.

В конце двадцатых годов Р. Фишер выступил со своей знаменитой теорией эволюции доминантности путем естественного отбора генов модификаторов, блокирующих проявление мутантного признака у гетерозигот.

В лице Холдена, Райта, Меллера, Пленкетта, Харланда, Гексли теория Фишера нашла множество приверженцев и вместе с тем подверглась жесточайшей критике. Как эксперименты, так и теоретический анализ показали, что возникновение доминирования одного аллеломорфа над другим идет не путем отбора модификаторов, приближающих фенотип гетерозиготы к норме, хотя такое изменение в лабораторных условиях и возможно, а совершается в эволюции гораздо менее специфическим путем в результате повышения общей стабильности онтогенеза. Побочным продуктом общего повышения надежности формообразования является доминирование нормального фенотипа над мутантным. Доминирование стали рассматривать как проявление общей помехоустойчивости организма. Были созданы лабораторные модели эволюции доминантности в результате искусственного отбора. М. И. Камшилов и Д. М. Шифрин — сотрудники лаборатории фенотипа Института эволюционной морфологии животных имени А. Н. Северцова, которую возглавлял И. И. Шмаль-

гаузен,— внесли большой вклад в разработку теории эволюции доминантности методом искусственного отбора. Теория эволюции доминантности стала преддверием общей теории стабилизирующего отбора. Теория стабилизирующего отбора И. И. Шмальгаузена впервые охватила все случаи независимости, будь то эмбриогенез или течение физиологических реакций, сезонные ритмы жизнедеятельности или поведение, и дала их возникновению в эволюции единое истолкование. В качестве частной теории стабилизации в теорию стабилизирующего отбора оказалась включенной теория эволюции доминантности Р. Фишера.

Другим частным приложением теории стабилизирующего отбора явилась теория наследственного закрепления первоначально ненаследственных изменений организма или модификаций.

На рубеже столетий к роли ненаследственной изменчивости в эволюции относились с живейшим вниманием. Гипотезы Л. Моргана, Осборна и Болдуина были как раз вызваны этим интересом. Может ли первоначально ненаследственное изменение, возникающее заново в каждом поколении, стать с течением времени врожденным при условии, что признаки, приобретенные в индивидуальном развитии, не наследуются? Так был поставлен вопрос, и положительный ответ на него был дан в рамках теории отбора.

Успехи генетики отодвинули всю проблему на задний план. Только в тридцатых годах нашего века вопрос был снова поставлен на этот раз генетиком-эволюционистом В. С. Кирпичниковым, зоологом Е. И. Лукиным и экологом Г. Ф. Гаузе. Для объяснения механизма наследственного закрепления отдельных признаков были привлечены специфические механизмы совпадающего или косвенного отбора. В Англии сходные взгляды о соотношении наследственной и ненаследственной изменчивости высказал К. Уоддингтон. И. И. Шмальгаузен подошел к вопросу о наследственном закреплении в нисходящем ряду поколений изменений, возникших в индивидуальной жизни, с более широких позиций. Согласно Шмальгаузену, наследственное закрепление модификаций — следствие общей стабилизации формообразования, общего повышения надежности регуляторных механизмов. С теорией совпадающего и косвенного отбора произошла та же история, что и с теорией эволюции доминантности. Обе они оказались включенными в теорию стабилизирующего отбора как ее частные принципы, приложимые к отдельным явлениям.

Теория стабилизирующего отбора представляет собой всеобъемлющее истолкование возникновения независимости, устойчивости, стабильности органических форм в эволюции.

Всю проблему независимости И. И. Шмальгаузен разработал в неразрывной связи с интегрирующими механизмами индивидуального развития, углубив и развил принцип корреляций Кювье. Возникновение независимости, устойчивости индивидуального развития в эволюции сопровождается образованием механизмов, управляющих жизнедеятельностью, включая дифференциацию и рост зародыша.

«В развивающемся организме формообразовательные системы достигают большой сложности и в значительной мере взаимодействуют между собой. В этих взаимодействиях осуществляется взаимный контроль и регуляция развития всего организма в целом», — писал И. И. Шмальгаузен в книге «Регуляция формообразования в индивидуальном развитии» (М., «Наука», 1964, стр. 125).

Внутренние связи определяют преемственность организации и точность ее воспроизведения. Это утверждение И. И. Шмальгаузена стоит в строгом соответствии с принципом корреляций Кювье. Однако Шмальгаузен в отличие от Кювье показывает, как внутренние связи частей

становятся не только необходимыми факторами саморазвития организма, поддерживающими неизменность конечного результата развития, но сами становятся предпосылкой эволюционных преобразований.

Стабилизирующий отбор не только не кладет запрет на дальнейшую эволюцию, но способствует ускорению ее темпа. Ускорение эволюции, зависящее от стабилизирующего отбора, коренится в самом интимном механизме эволюционных преобразований. Стабильная структура не подвержена модифицирующему влиянию среды. Ее изменчивость, подхватываемая преобразующим отбором, носит преимущественно наследственный характер. Преобразующий отбор использует в своей деятельности то, что достигнуто стабилизирующим отбором, — высокую наследуемость тех отклонений от нормы, которые вызваны изменением генотипа. Эмбриологические работы И. И. Шмальгаузена показали, что наиболее быстро эволюционируют те структуры, которые в процессе развития зародыша наиболее независимы от остальных частей организма. Их независимость сказывается в их гетерономном росте. Зависимость структур друг от друга выражается, в частности, в появлении в эмбриональном развитии закладок органов, исчезнувших у взрослой особи. Это так называемое явление рекапитуляции предковых состояний является показателем консерватизма тех структур, которые вовлечены в рекапитуляцию. Органы, отличающиеся независимым ростом, в рекапитуляции не вовлечены. Для них следы филогенеза в онтогенезе отсутствуют. Их эволюция приняла характер новообразования, и они нацело порвали с традициями. Их онтогенез перестал быть летописью филогенеза. Преобразования этих органов сопутствовали историческому развитию наиболее быстро меняющихся форм. Таковы нервная система и кожные покровы с их защитными образованиями — перьями и волосным покровом. Ускорение темпа эволюции коснулось их в наибольшей степени.

Идея ускорения эволюции наиболее стабильных структур явилась высшей точкой синтеза идеи устойчивости и идеи эволюции.

И. И. Шмальгаузен указал на всеобщность явления регуляции в органическом мире. Он показал, что явления регуляции осуществляются на всех уровнях организации живого. Регуляции входят как нормальное условие функционирования всех живых систем в жизнь органоидов клетки, клетки как целого, ткани, органа, системы органов и организма как целого.

«Она (обратная связь) во многих случаях еще недостаточно изучена, и сделанные нами выводы имеют скорее характер логического заключения. Детальное изучение обратной связи является поэтому насущной задачей современной экспериментальной эмбриологии», — пишет И. И. Шмальгаузен в упомянутой выше книге (стр. 127—128).

Регуляции по принципу обратной связи присущи системам надорганизменного уровня — популяции, виду как системе и биогеоценозу. В системах, включающих организм как подчиненный элемент системы, регуляции осуществляются путем дифференциального участия особей в воспроизведении следующего поколения, т. е. через отбор. Принцип регулирования везде один и тот же — управление с обратной связью. В биогеоценозе связь среды и генотипа особей осуществляется через отбор наиболее приспособленных. Отбор выступает как механизм, ответственный в конечном счете за усложнение и усовершенствование самого хранилища наследственной информации и за согласование его работы со сложными изменчивыми условиями жизни каждого живого существа. Программа развития не только функционирует, но и создается по принципу обратной связи. И. И. Шмальгаузен не ограничился тем, что

вскрыл всеобщность принципа обратной связи на всех уровнях организации жизни, начиная с молекулярного и кончая организмом как системой. Ему принадлежит заслуга рассмотрения этого принципа на тех уровнях организации живого, которые включают организм как свою подчиненную часть. Это популяционный и биоценотический уровень организации жизни. Сама эволюция предстала перед нами как процесс, регулируемый по принципу обратной связи; И. И. Шмальгаузен выделил тот целостный объект, в котором протекают явления регуляции, связанные с эволюционным преобразованием вида, — биогеоценоз, включающий совокупность живых организмов, заселяющих замкнутое пространство, и неорганический субстрат, используемый этими живыми существами в процессах жизнедеятельности и самовоспроизведения. Он указал и на главный регуляторный механизм эволюции — отбор в его преобразующей и стабилизирующей форме.

В статье «Интеграция биологических систем и их саморегуляция», напечатанной в этом сборнике, И. И. Шмальгаузен сформулировал новый для биологии принцип группового отбора и указал на роль соревнования целых популяций друг с другом по темпам и характеру эволюции в создании и поддержании целостности надорганизменных систем и в частности вида. Он указал на роль группового соревнования в изменении самого течения эволюционных процессов.

Переводя теорию Дарвина на язык кибернетики, И. И. Шмальгаузен показал, что само преобразование органических форм закономерно осуществляется в рамках относительно стабильного механизма, лежащего на биогеоценотическом уровне организации жизни и действующего по статистическому принципу. Это и есть высший синтез идеи эволюции органических форм с идеей устойчивости вида и идеей постоянства геохимической функции жизни в биосфере. Так воедино оказались слитыми и вместе с тем поднятыми на новый современный уровень концепции Кювье, Дарвина и Вернадского.

И. И. Шмальгаузен хотел написать книгу, посвященную тем вопросам биокибернетики, которые он изложил в виде отдельных статей на страницах нескольких биологических журналов. Он начал писать ее, но не успел закончить. Сборник содержит все, что было написано И. И. Шмальгаузенем по биокибернетике, включая неопубликованные главы книги, которые печатаются впервые.

30 июля 1966 г.

Р. Л. Берг, А. А. Ляпунов

НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИНФОРМАЦИЯ И ЕЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ

С тех пор, как Э. Шредингер (Schrödinger, 1945) использовал понятие информации для пояснения передачи наследственных свойств организма и сравнил линейное строение хромосом с зашифрованным кодом, это сравнение стало общепринятым. Однако, по-видимому, оно не нашло еще применения для объяснения эволюционных преобразований и, в частности, преобразования механизма передачи самого наследственного материала.

Между тем очевидно, что и механизм эволюции можно рассматривать с точки зрения кибернетики. Регулируемым объектом является при этом, несомненно, популяция как наименьшая эволюирующая единица. В роли регулятора выступает биогеоценоз. Популяция, входящая в состав данного биогеоценоза, связана с ним двумя каналами. Первый канал связи лежит на молекулярном уровне организации и служит для передачи наследственной информации от зиготы до первичных половых клеток зрелой особи. Второй канал связи лежит на уровне организации особи и служит для передачи обратной информации от фенотипов к биогеоценозу. Между этими двумя каналами вставлены механизмы преобразования, обеспечивающие связь между ними и замыкающие таким образом элементарный цикл эволюционных изменений.

Как устойчивость наследственного материала, так и его индивидуальность объясняются в настоящее время строением молекул ДНК (дезоксирибонуклеиновой кислоты). Состав последних из двух параллельных сахарно-фосфатных цепей, соединенных между собой в каждом звене парой оснований (аденин с тиминном или цитозин с гуанином), допускает продольное расщепление молекулы и последующее восстановление недостающего партнера. Определенное чередование двух пар оснований в двух возможных положениях дают при большом числе звеньев, исчисляемом тысячами, астрономические числа возможных комбинаций. Этим обеспечивается индивидуальность молекул ДНК, входящих в состав той или иной хромосомы. С точки зрения теории информации можно себе представить передачу любого сообщения путем чередования четырех только знаков — пар оснований молекулы ДНК, подобно тому как азбука Морзе пользуется также лишь четырьмя знаками (точка, тире, перерыв и двойной перерыв).

Вся наследственная информация передается от зиготы ко всем клеткам развивающегося организма посредством механизма клеточного деления. Хромосомы однако не только выступают в качестве носителя информации, записанной в виде условного кода. Они также активно регулируют внутриклеточный обмен веществ и контролируют через это все процессы индивидуального развития. В эти процессы, естественно, вовлекаются и плазменные субстанции, взаимодействующие с ядерными продуктами. Первоначальная дифференцировка зиготы идет на основе