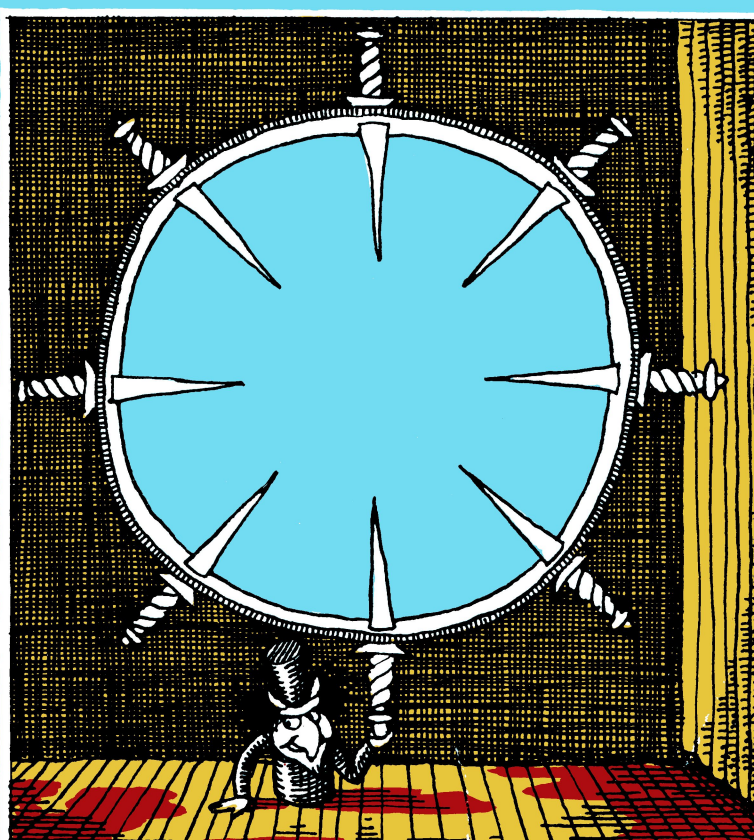
А.Н. ГОРБАНЬ
Р.Г. ХЛЕБОПРОС

ДЕМОН ДАРВИНА

ИДЕЯ ОПТИМАЛЬНОСТИ И ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР



ПРОБЛЕМЫ НАУКИ
И ТЕХНИЧЕСКОГО ПРОГРЕССА

А. Н. ГОРБАНЬ, Р. Г. ХЛЕБОПРОС

ДЕМОН ДАРВИНА

ИДЕЯ ОПТИМАЛЬНОСТИ И ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР



МОСКВА «НАУКА»
ГЛАВНАЯ РЕДАКЦИЯ
ФИЗИКО-МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
1988

ББК 28.071
Г67
УДК 51-76

Горбань А. Н., Хлебопрос Р. Г. **Демон Дарвина: Идея оптимальности и естественный отбор.**— М.: Наука. Гл. ред. физ.-мат. лит., 1988.— 208 с.— (Пробл. науки и техн. прогресса).— ISBN 5-02-013901-7.

Может ли математическое моделирование помочь в понимании биологической эволюции и какие из проблем теории эволюции доступны математическому анализу? Это центральная проблема книги. Почему все разнообразие мира живого разбито на отдельные группировки — виды, разновидности и т. п.? Можно ли описать наследование, не «подглядывая в ответ», не используя результатов объяснения? Что вообще может считаться объяснением? Подробно и почти без формул рассматриваются эти и другие вопросы, разбирается много примеров, обсуждаются различные типы моделей и принципы моделирования.

Для всех, кто интересуется современной биологией и проблемами моделирования,— от школьников старших классов и студентов до специалистов — биологов и математиков.

Табл. 1. Ил. 1. Библиогр. 129 назв.

Рецензенты:

академик *Н. Н. Моисеев*,
доктор физико-математических наук *Ю. М. Свирежев*

Г $\frac{1502000000-100}{053(02)-88}$ 173-88

ISBN 5-02-013901-7

© Издательство «Наука», Главная редакция физико-математической литературы, 1988

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие: миф о моделировании 5

Первый шаг 7
Естественное и искусственное. Мир Эпиметея. У кого больше потомков — у мухи или у слона? Единая мера совершенства. Застывшая история. Царство матемазавров. Две ветви теории эволюции: возможен ли синтез? Проект читателя. Искусство сомневаться. Сомнения в принятом центральном тезисе. Вид с высоты, его достоинства и недостатки.

Угол зрения 19
Отделение смысла от бессмыслицы. Теория — модель — объект. Теория Дарвина и динамические модели Ньютона. Закон шага и закон цели. Эволюционные сценарии в физике и биологии. Достаточны ли первые принципы? Теория или метод? Вложение возможных миров. Логическое всеведение. Неосуществимые программы дают полезные результаты. Определение как автопортрет. Проблема синтеза.

Изготовление моделей 33
Восемь разновидностей моделей. Парадоксы и презумпция осмысленности. Незавершенные миры развивающейся физики. Рамка для неизвестных возможностей и в ней — Чебурашка. Простота без упрощений. Мысленный эксперимент — столкновение знаний. Имитационные модели. Две функции моделей: соответствие объектам и смыслообразование. Эффект зайца. Неужели физику легче, чем биологу? Проект двух следующих шагов.

Модель Дарвина 56
Дарвинизм — картина мира в биологии. Биосфера и ее генотень. Проблема организма. Триединая среда. Расстояние между генотипами. Иерархичность генотени. Радиус скрещивания и брачные предпочтения у дрозофилы. Динамическое объяснение иерархичности. Проблемы происхождения высших таксонов. Восстановление истории и вымирание динозавров. Сама модель. Что иерархично?

Отбор по признаку 88
Краб из Плимутской бухты. Цвет бабочки и промышленная революция. Запрограммированные случайности в фенотипе. Легенда о скромном хищнике. Парадокс выгоды. Решающий эксперимент по внедрению. Три типа устойчивости и оптимальность. Смысл «пользы». Альтруизм и динамика меток «свой-чужой». Проблема пола. Таинственные законы корреляции. Модели и реальность.

Модель Менделя – Иоганнсена 120
Открытие и переоткрытие. Развертывание простых моделей. Хромосома, локус, аллель и ген. Половое размножение и гены-грубияны. Размножение и отбор генов. Геноценоз как биоценоз и биоценоз как геноценоз. Благо рецессивности.

Наследование 133
Идея инварианта. Встречные пути. Четыре подразделения клеточной ДНК. Генетический ламаркизм. Единицы воспроизводства. Динамическая наследственность. Единицы функции. Способности и поведение. Плата за функцию. Обобщенный генотип. От наследуемых единиц к биосфере и обратно. Коэффициент размножения без предков и потомков. Сооптимальность и совершенство. Гены, полученные не от родителей. Где же организм? Наследование без организмов – попытка определения.

Изменчивость 173
Изменения и разнообразие. Проблема нейтральных мутаций. Мозаичность условий и волны жизни. Релятивизация наследуемых единиц, шаг первый. Эволюция, безразличная к деталям изменчивости. Направленные и ненаправленные изменения. Релятивизация, шаг второй. Эволюция изменчивости.

Где же главная модель? 191

Комментарии к списку литературы 197

Список литературы 199

Именной указатель 204

Предметный указатель 206

ПРЕДИСЛОВИЕ: МИФ О МОДЕЛИРОВАНИИ

«Только кончив задуманное сочинение, мы уясняем себе, с чего нам следовало бы начать».

Блез Паскаль

Метод моделирования проникает ныне во все науки и не видно конца его экспансии. Каждый успех рождает легионы попыток, и тысячи дипломированных молодых людей отправляются под знаменами моделирования на захват новых областей.

Победителей не судят, но это не означает, что они всегда правы. Время рассудит всех и назовет какие-то успехи истинными, какие-то — мнимыми, а след большинства сотрется.

Отыскивая в прошлом истоки моделирования, мы приходим к мифам. Мифы — первые модели. Человек мысленно населял природу сверхъестественными, как мы теперь говорим, существами, снабжал их характерами и судьбами, влечениями и возможностями. Достигал он этим, в частности, двух целей: явления природы становились более понятными и как-то предсказуемыми.

Обслуживание понимания, обеспечение понятности и создание предсказаний — эти функции остались и у современных моделей.

Моделирование как проникновение в сущность, познание души объекта... Из столкновения этой идеализации с нынешней практикой рождается миф о моделировании.

Было некогда зеркало, в котором отражалась суть вещей. Моложе Вселенной оно было или старше — никто не знает. Но вышел и для него срок. То ли от сказанного слова, то ли из-за отразившегося знака разлетелось оно на мелкие кусочки.

Есть люди, проводящие жизнь в поисках осколков волшебного зеркала. Мало что способен отразить один кусочек, но, собрав их много, можно попытаться склеить зеркало и увидеть в нем мир.

Увы, трудно склеиваются осколки, остаются швы и вместо целостной картины получается мозаика мелких несостыкованных отражений. Нужно целое зеркало — как часть того, волшебного.

А что если волшебного зеркала никогда и не было?

Наша книга — о моделях в теории эволюции, а сверхзадача — увидеть единство целого в мозаике моделей. Как влюбленный юноша узнает в каждом изящном женском силуэте свою любимую, так и мы всюду видели наследование, оптимальность, эффекты отбора.

Чтобы составить представление о задачах и целях книги, ее адресатах, лучше всего сделать первый шаг — познакомиться с первой главой.

Мы признательны первым читателям и рецензентам книги, чьи замечания сильно повлияли на содержание: Н. Н. Воронцову, И. И. Гительзону, А. Ю. Даниэлю, Н. Н. Моисееву, В. А. Новикову, В. А. Охонину, Ю. М. Свирежеву, Л. А. Чульскому и М. А. Шубину. Приносим свою благодарность О. П. Горбань, Т. В. Павловой и И. Л. Садовской за помощь в подготовке рукописи.

Много для нас значило общение с молодым биофизиком Таней Хлебопрос. Книга эта — дань ее памяти.

ПЕРВЫЙ ШАГ

Естественное и искусственное. Мир Эпиметея. У кого больше потомков — у мухи или у слона? Единая мера совершенства. Застывшая история. Царство матемазавров. Две ветви теории эволюции: возможен ли синтез? Проект читателя. Искусство сомневаться. Сомнения в принятом центральном тезисе. Вид с высоты, его достоинства и недостатки.

«Было некогда время, когда боги-то были, а смертных родов не было. Когда же и для них пришло предназначенное время рождения, стали боги создавать их в глубине земли из земли и огня, примешав еще и того, что вступает в соединение с огнем и землей. Когда же вознамерились боги вывести их на свет, то приказали Прометею и Эпиметею украсить их и распределить силы, подобающие каждому роду. Эпиметей выпросил у Прометея позволения самому распределять силы: «А когда распределю,— сказал он,— тогда ты посмотришь». Уговорив его, он произвел распределение. При этом одним уделил он силу без быстроты, а более слабых украсил быстротою; одних он вооружил, других сделал по природе безоружными, но зато придумал для них какую-то иную силу во спасение. Кого из них облек он малостью, тем уделил птичий лет или подземную обитель, а кого возрастил величиною, того тем самым и спас; и так, распределяя все остальное, он всех уравнивал. Это он сделал из осторожности, чтобы не исчез ни один род». Платон: Протагор [81, с. 62] [1]).

Дальнейшее хорошо известно. Спасая людей, «не уравненных со всеми», Прометей принес им огонь и положил начало технической эволюции. Могущество человека огромно. Но часто результаты собственной деятельности предстают перед ним как стихийное явление, а иногда — и стихийное бедствие.

[1]) Числа в квадратных скобках отсылают к списку литературы, приведенному в конце книги.

По натуралистической традиции в поисках выхода из кризисных ситуаций человек обращается обычно не к анализу своей деятельности, а к изучению естественных процессов. Отсюда — нынешний повышенный интерес к экологии, теории эволюции и другим разделам науки о живом.

Двойственность нашей позиции состоит в том, что мы, с одной стороны, осознаем невозможность решения современных проблем в рамках натуралистической традиции, а с другой — в силу профессии являемся носителями этой традиции.

Что изучать, естественное или искусственное? Задав вопрос, мы создаем пространство для ответа. Все объекты разделились на два класса. Одни придуманы и созданы, другие — возникают и существуют сами по себе. Как же быть с теми, в которых сплетено и естественное, и искусственное, например, с человеком? А они — кентавры...

Жило некогда в Элладе славное племя кентавров. Наполовину люди, наполовину лошади, они принадлежали сразу двум мирам — человеческому и животному. Как изучать кентавра? Теперь вопрос зазвучал по-другому: не *что* изучать, естественное или искусственное, а *как*. В том и отличие натурализма, что он все объекты и процессы берет как естественно существующие, протекающие сами по себе.

Порой и человеческую деятельность, и ее результаты изучают как естественный процесс [106]. Получаемые прогнозы приводят к выводу: пора человеку перейти к такому сознательному и ответственному проектированию своих действий, чтобы они достигали желаемого без побочных эффектов. Пора оседлать естественно, стихийно развивающиеся процессы и направить их в нужном направлении (а еще надо понять, что нужно). Далее невозможно быть лошадью, а не всадником. Иначе случится то, что предсказано в известных прогнозах [106] — введении в современную эсхатологию (науку о конце света).

Человеческая деятельность в какой-то степени проектируется всегда. Но и некоторые естественные процессы и явления бывает полезно рассматривать так, как будто они искусственные, спроектированные для достижения некоторой цели. Такой прием широко распространен в биологии. Свое естественнонаучное оправдание он находит в теории эволюции, рассматривающей, в особенности после работ Дарвина, эволюцию как чисто естественный процесс.

Предлагаем Вам совершить путешествие в мир эволюции. Вряд ли его можно считать единым миром. Несмотря

на один, вроде бы, объект, различные исследователи и школы конструировали разные предметы рассмотрения со своими способами описания и приемами рассуждения, областями признанных фактов, проблемами и решаемыми задачами. А сколько мифов создано при попытке согласовать полученные знания! С некоторыми из них мы познакомимся в книге.

Первый мир — древний мир Эпиметея. У Платона в мифе об Эпиметее есть важная идея о существовании единой меры для разных биологических свойств: от силы и величины до особенностей поведения и экологии («подземная обитель»). «Он всех уравнивал». Но в чем? Что это за единая мера? Попытаемся разобраться в этом, исходя из цели уравнивания: «чтобы не исчез ни один род».

У кого больше выживающих потомков — у мухи или у слона? «Очевидность» подсказывает: у мухи. Не будем доверять «очевидности» и прикинем: если бы на одну муху в следующем поколении приходилось много мух (заметно больше, чем одна), то численность этих насекомых возрастала бы в геометрической прогрессии и они быстренько бы заполнили всю Землю. Если бы, с другой стороны, на одного слона приходилось бы в следующем поколении заметно менее одного, то их численность также быстро в геометрической прогрессии упала бы до нуля.

«Очевидность» давала неверную подсказку, она вообще известная обманщица. Одна муха за жизнь может дать огромное число потомков, но у значительной части мух в естественных условиях потомство вообще не выживает. В среднем и получается один потомок на одного предка. Здесь мы встречаемся с важной технической идеей использования усреднения.

Какая часть бактерий не доживет до своего деления? В среднем за большое время — половина (иначе — геометрическая прогрессия).

Чтобы в череде поколений не исчез ни один вид, *коэффициент размножения* — среднее число выживших потомков на одного предка [1]) — должен быть равен единице.

---

[1]) Подробное обсуждение понятия «коэффициент размножения» нам еще предстоит. В явном виде для анализа эволюции оно было введено Дж. Б. С. Холдейном (в довоенной транскрипции — Холдэн) [110], хотя рассуждения об «успехе в оставлении потомства» постоянно используются Ч. Дарвином [38], а сам коэффициент рассматривался еще Т. Мальтусом в простейшей ситуации. Важно зафиксировать, что коэффициент размножения не совпадает с плодовитостью, а зависит от выживания потомства.

Вот она, единая мера Эпиметея. Это коэффициент размножения (за периоды фиксированной длительности).

Мир Эпиметея — застывший мир. Виды в нем не возникают и не исчезают. Мир эволюционного равновесия, он вроде бы чужд идее эволюции, но в то же время необходим для ее понимания. И вот зачем.

В мире Дарвина — в теории эволюции рассматривается возникновение одних видов и вымирание других. Очень важно предположение, присутствующее в большинстве трудов: виды возникают и исчезают медленно, если измерять время продолжительностью жизни особей этих видов. В результате такого разделения времен в каждый момент мир живого предстает перед нами почти как мир Эпиметея. Коэффициенты размножения для ныне живущих почти равны единице.

Появляется еще «фон сравнения» — те, кого недавно не стало. Они «были хуже». Это означает в конечном итоге одно — их коэффициент размножения стал меньше единицы. Ныне живущие смотрятся на таком фоне как «лучшие», «наиболее приспособленные» к имеющимся условиям. Это означает в конечном итоге, что их коэффициент размножения больше, чем у вымерших.

Фон сравнения — застывшая история, коэффициент размножения в данных условиях — единая мера оптимальности (совершенства). (Эти соображения служат источником представлений об оптимальности, но существуют принципиальные затруднения их конструктивного использования.)

Конструировать фон сравнения на основе реальной истории сложно. Если же потребовать, чтобы все значимые изменения измерялись с помощью коэффициента размножения, то такое конструирование станет и вовсе невозможным. Используются другие подходы.

Так, используются рассуждения, копирующие инженерные формулировки. Почти буквально: «Приспособление... (название), отличающееся тем, что с целью... (описание цели) в нем...(описание отличий)». При этом, как и для изобретений, указываются прототипы и аналоги — проводится исторический и сравнительный анализ. Другой прием: застывшую историю — фон сравнения — заменяют более условным множеством (пространством) возможностей. Не «что было», а «все, что в принципе могло бы быть».

Но этого мало — для анализа нужны такие описания живых существ, которые позволяли бы все оценивать с помощью коэффициента размножения. Это требует явной

формулировки упрощений, очень существенных с точки зрения классического биолога [1]). Поэтому предлагается выделить результаты упрощения в особое «царство» формальных и математических моделей, а применение таких результатов к классическим биологическим существам рассматривать, скажем, на правах сравнительного анализа. Мы назвали обитателей этого нового «царства» матемазаврами. Цилиндрический лось не был лосем биолога. Но сравнение теплообмена у этих двух лосей проясняет некоторые биологические вопросы.

Разводите матемазавров! Это безобидные и даже полезные существа, заменяющие теоретикам кроликов и дрозофил. Почитав специальную литературу, можно убедиться, что большинство матемазавров бесцельно слоняется в случайных направлениях, пока не наткнется на пищу. Покушав, матемазавр тут же или чуть позже размножается и слоняется дальше. Матемазавры эволюционируют очень быстро и могут вести себя намного более осмысленно. Главная опасность — вспышка массового размножения примитивных и паразитических форм.

При работе с матемазаврами надо соблюдать технику безопасности. В ее основе лежит методологический тезис: объект исследования не идентичен предмету рассмотрения, конструируемому в науке, а тем более — частной модели. Используя этот тезис против моделирующего теоретика, иной биолог полагает, что его-то наука имеет дело с объектом, как он есть. Увы, сформулированное утверждение на то и является методологическим, чтобы относиться ко всем наукам. Живые существа во всей их чувственной данности не принадлежат предмету биологии.

Рассуждения, приводимые в биологических исследованиях, вряд ли могут одновременно схватывать больше существенных сторон и черт, чем отдельные математические модели. Конечно, различий много, необходимым основанием математического моделирования является ясность и категоричность формулировок исходных упрощающих предположений. Напротив, во многих биологических текстах такой категоричности нет и сохраняется ощущение свободы для подтекстов, конкретизаций и достраивания.

---

[1]) Нам приходилось наблюдать реакцию биологической аудитории на фразу «Сначала мы считали лосей шарами, но теперь рассматриваем их как цилиндры», произнесенную физиком, изучающим теплообмен. «Успех» был потрясающий (самое забавное, что все были равно правы — каждый в пределах своего предмета).

Последнее и может создавать иллюзию присутствия «всего объекта» — иллюзию наивного натуралиста.

Авторы этой книги — эволюционисты, а не биологи. Такая самохарактеристика выглядит парадоксально и требует объяснения.

В конце 20-х годов нашего столетия оформилось новое научное направление, которое можно назвать математической теорией эволюции. «Официального» единого названия оно не имеет. Его создание и первые успехи — заслуга многих исследователей. Наиболее известные из них: Дж. Б. С. Холдейн, Р. А. Фишер, С. Райт. Интересно, что первые шаги в этом направлении были сделаны в начале прошлого века (Т. Мальтус) и, как отмечает Ч. Дарвин, послужили основой для наводящих соображений при создании теории отбора. Но в самостоятельную область науки это направление превратилось, как это уже сказано, лет 50—60 тому назад. Наши работы по теории эволюции относятся именно к этому математическому направлению.

В целом математическая теория эволюции так же, как и более известное направление, не использующее математику, опирается на идеи Ч. Дарвина об отборе. Однако в последнее время разрыв между математическим и качественно-биологическим направлениями, как нам кажется, увеличивается.

Уровень математических работ растет, но именно математический уровень. Что же касается содержательности моделей, то их отношения с реальностью складываются далеко не идиллически. Конечно, это относится не ко всем работам, а характеризует ситуацию в среднем.

С другой стороны, биологи обычно не используют развитый математический аппарат, а предпринимаемое иногда вкрапление математической терминологии в биологические тексты («аксиомы биологии», «постулаты эволюционных теорий») выглядит, с точки зрения профессионала, не очень содержательно. Все же мотив такого вкрапления может быть понят как стремление к однозначности высказываний и точности формулировок, а потому вызывает уважение.

Наличие разрыва между направлениями приводит к постановке проблемы: возможен ли синтез? Если да, тогда его необходимо произвести. Если нет, тогда каждое направление нужно достраивать. Математическое — до новой биологии, включающей в первую очередь новые идеализированные описания биологических объектов, как «машинок» для развития, выживания, размножения. Качественно-

биологическое — до новой для него техники доказательств и рассуждений, позволяющей повысить однозначность получаемых следствий.

Вот краткий очерк нашего понимания научной ситуации. В соответствии с этим определяются и адресаты книги, и ее задачи. Предполагаемые читатели условно разделяются на два круга — узкий и широкий.

Узкий круг читателей — специалисты-смежники, биологи и математики Биологи, которым интересна точка зрения специалистов по математическому моделированию, технология построения моделей и порождаемое ею отделение главного от второстепенного, возможности моделирования в теории отбора. Математики, которых интересует биология либо как объект приложения своих профессиональных знаний, либо просто на любительском уровне, как всех. Они найдут в книге изложение некоторых вопросов теории эволюции с позиций, более близких к традициям математического естествознания, чем в большинстве других популярных книг.

Конечно, в некоторых местах книги описаны мысли и факты, которые хорошо известны биологу, но интересны математику, а также идеи и методы, тривиальные для математика, но требующие определенного труда от биолога. Но в центре внимания находится «обоюдоострая» проблема соотношения модели и реальности, важная не только для профессиональных исследователей, но и для молодежи, вступающей в науку.

Широкий круг читателей — студенты и способные школьники, интересующиеся математикой или биологией. Для понимания книги достаточно хорошего знания школьных курсов математики и биологии.

Мы будем рады, если читатель, не принимая на веру какое-нибудь высказывание или положение, станет в нем сомневаться. Мы обрадуемся еще больше, если поможем читателю научиться правильно сомневаться. Догматизм и нигилизм — верные спутники друг друга. Они не требуют от своих приверженцев больших усилий, а искусство сомневаться не всегда дается легко.

Попытаемся дать совет, восходящий к Р. Дж. Коллингвуду. Прежде, чем оспаривать или поддерживать какое-нибудь утверждение, полезно задуматься в первую очередь о том, на какой вопрос его автор хотел получить ответ. Это редко бывает очевидным, но такой вопрос подчас важнее проверки формальной истинности высказываний тем более, что содержательные общие утвержде-

ния, относимые к естественным объектам, всегда допускают контрпримеры.

Прежде чем спорить или соглашаться, хорошо бы понять. Мы бы не настаивали на этой банальности, если бы не знали, что люди не всегда поступают так — и в науке тоже. Примеров сотни: от трагических до смешных, от откровенных нарушений этой нормы по схеме: «Я не понял — значит чушь» до скрытых.

Норма понимания не прописана в учебниках, ее не осваивают на специальных уроках в школе или семинарах в вузе. А жаль. Каждый осваивает ее сам, что-то додумывая и придумывая, «изобретая велосипеды». Сейчас мы изложим нечто вроде своего варианта велосипеда.

Что значит: «Я понял утверждение»? Возможен такой идеал: я мысленно занял позицию его автора, представил себе основания этого утверждения и вопросы, на которые оно отвечает. А это означает, что я могу его обосновывать, объяснять и использовать — могу исполнять роль его автора.

А сомнение трактуется так: в этих (уже как бы своих) обоснованиях, объяснении и использовании я натыкаюсь на препятствия, преодолеть которые я не могу — исполнение роли прерывается. Либо аналогичная ситуация возникает не в отношении самого утверждения, а какого-либо его основания. Вот тут и может начинаться дискуссия. Иногда подобную схему действий комментируют таким образом: о каждой работе следует судить, используя в первую очередь ее собственные критерии, так или иначе в ней отраженные, а уже потом переходить к критике оснований и этих критериев.

Но где гарантии правильности понимания? Найти их трудно. Более того, в отсутствие диалога вряд ли стоит говорить о правильности. Заменой служат самосогласованность и правдоподобие. Диалог может привести самосогласованность во взаимное согласование. Здесь снова возникает возможность говорить о правильном понимании — взаимопонимании, когда нас начинает устраивать сравнение своей позиции с нашим восприятием ее отражения в собеседнике.

Понимает ли человек свою позицию? Вопрос вопросов. Интересный пример: известный физик В. А. Фок, возражая против использования понятия «общая относительность», писал: «Эйнштейн, употребляя этот термин, проявил непонимание своей теории» [105, с. 17]. И это мнение обосновано. Итак, не исключено, что даже Эйн-

штейн не всегда полностью понимал возможные интерпретации своих теоретических построений. Что же сказать о других? И возможно ли в таком случае говорить об окончательной правильности понимания?

Попробуем в качестве упражнения наметить пунктиром путь от понимания к первым сомнениям для высказанного выше утверждения: коэффициент размножения в данных условиях — единая мера оптимальности.

Сначала вопрос о вопросе. Один вопрос ясен — он сформулирован в тексте: что есть единая мера для сравнения разных биологических свойств? Другой вопрос явно не сформулирован, но угадывается сразу: что может служить основанием для представления живых организмов в качестве «как бы оптимально сконструированных» систем?

Что является основанием для ответа? Из текста вроде бы вытекает, что авторы заранее предполагали существование единой меры, апеллируя к авторитету Платона, а для получения ответа анализировали цели Эпиметея. Но эти приемы служили для подчеркивания основных выводов и аранжировки мысли. Они не могут быть основаниями для действий современных исследователей. Действительные основания проявляются в рассуждениях о вымирании в геометрической прогрессии или аналогичном перенаселении при среднем коэффициенте размножения, отличающемся от единицы.

Вместо рассуждений о влияющих факторах, совершенстве и несовершенстве и тому подобном используется простая динамическая модель. Откуда это? От Г. Галилея и И. Ньютона. А рассуждения «в среднем» — от Л. Больцмана, Дж. Максвелла и, конечно, Дж. Гиббса. Уже при анализе такого, казалось бы, примитивного рассуждения возникают тени великих. А первое исследование о «геометрической прогрессии размножения» принадлежит Т. Мальтусу. Правда, выводы он сделал другие.

Анализируем основания дальше. Средний коэффициент размножения — откуда он берется? Он существует как элемент простой динамической модели — размножения в геометрической прогрессии с этим средним коэффициентом. Но насколько эта модель соответствует имеющимся у нас представлениям о реальности (нашей действительности)?

Поверим в то, что размножение с переменным числом потомков на больших временах приведет к тому же результату — вымиранию или сохранению, который будет

получен и на простой модели со средним коэффициентом размножения. Пусть усреднение обосновано.

Для полового размножения встает вопрос: как делить потомков, как определять коэффициент размножения? Проще всего — делить пополам или (для двуполого размножения) рассматривать размножение самок — учитывать только мам и дочек.

Но вот, кажется, первые серьезные сомнения. Половое размножение не есть «воспроизводство себя». Дети не являются копиями родителей. Поэтому приписывание коэффициента размножения особи вызывает сомнения. А кому его приписывать? Видам или популяциям? А, может быть, наоборот, более мелким единицам — генам, воспроизводящимся почти без изменений (с редкими изменениями)?

И еще: странная это мера: число выживших потомков. Ныне живущие виды — потомки вымерших. Если верить определению коэффициента размножения через число потомков, то не будет ли это означать, что некоторые вымершие виды не вымерли?

Что-то надо менять. Изменения будут построены в одной из следующих глав. Предупреждаем заранее — от простой динамической модели мы не откажемся.

Попробуем примериться к использованию обсуждаемого положения. Коэффициент размножения в данных условиях — единая мера оптимальности. От чего он зависит? От свойств особей — ладно, от условий — а что включать в условия? В них входит, например, численность этих самых особей. Мало того, что коэффициент размножения непостоянен во времени и пространстве, так он еще и от численности зависит. Это обусловливает нелинейность математических моделей, а с качественной точки зрения может быть сформулирован тезис: эволюция неотделима от экологии. И это умножает трудности.

В конечном итоге существование принципа оптимальности — максимума коэффициента размножения — объясняет целесообразность строения живых существ и поэтому может служить основанием для их рассмотрения как «искусственных» образований: раз есть целесообразность, то можно говорить и о цели, и о соответствии ей. С другой стороны, реально пройти цепь от отдельных свойств организма до их влияния на коэффициент размножения очень сложно и удается только в простейших случаях. Ведь надо еще помнить, что коэффициент размножения — не просто число, а функция от условий.

Ситуация эта не является редкой и в каком-либо смысле исключительной. Аналогичные сложности возникают при попытках объяснить «из первых принципов» физики свойства твердых тел или химических молекул. Мало кто сомневается в наличии принципиальной возможности такого объяснения, но путь от принципиальной объяснимости до объяснения часто оказывается непроходимым. Проблема: что делать в таких случаях?

Злоупотребление апелляциями к отбору, призванному в конечном итоге объяснить сложные биологические свойства, без попыток измерить эти свойства с помощью коэффициента размножения или изобрести замену такому измерению, вызывает недоумение. Принципиально неконструктивные объяснения «в конечном итоге» представляют собой тройные прыжки через пропасть.

А еще более они напоминают нам историю из жизни Панурга, рассказанную Ф. Рабле. Влюбившись в знатную парижанку, Панург набил кошелек жетонами и направился к ней. Он сулил даме богатые подарки и позвякивал жетонами в кошельке, как будто там были золотые экю. От жадности у дамы загорелись глаза, но все же она отвергла домогательства. Увы, многие якобы эволюционные объяснения звучат как звон Панурговых жетонов.

Итак, зафиксированы два непонятных момента в обосновании обсуждаемого утверждения и две трудности в его применении. В нашей книге мы не смогли бы выделить краткое главное утверждение, концентрирующее ее цель и смысл. Но если попытаться выделить такое, которое тесно связано с большинством основных тезисов, то это, несомненно, будет только что рассмотренное: коэффициент размножения в данных условиях — единая мера оптимальности.

Популярное изложение дает авторам многие преимущества. Оно позволяет, не вдаваясь в детали, бросить взгляд с высоты на широкую область науки. Научно-популярная книга А. Азимова, в которой для естественного отбора был введен термин «Демон Дарвина», так и называется «Вид с высоты».

«До 1800 года наука напоминала культурный сад, прекрасно распланированный и ухоженный, благоухающий и плодоносный. По нему можно было прогуляться из конца в конец и рассмотреть его во всех подробностях, а с ближайшего холма — обозреть целиком и оценить его величие. Ныне сад науки чудовищно велик — он покрыл весь земной шар, карта его так и не составлена, и нет та-

кого человека, который бы знал о нем все... Жизнь слишком коротка, а ум слишком ограничен. Но я могу оглядеть весь сад сверху, как бы с воздушного шара» [1, с. 9—11].

Заманчивая возможность — осмотреть вершины и пропасти эволюционных миров с высоты птичьего полета. Мы с радостью воспользовались ею. В результате рассмотрено, упомянуто, затронуто 258 проблем, каждая из которых заслуживает отдельной книги. Что нужнее: 258 монографий или одна популярная книга? И стоит ли так ставить вопрос? Возможны различные мнения: «... популяризаторы по сути своей паразиты... Они используют в целях наживы и саморекламы работу своих несчастных, придавленных судьбой собратьев. Самый незначительный успех, достигнутый в лаборатории — один из тех кирпичиков, что идут на сооружение храма науки,— перевешивает все, полученное из вторых рук, перевешивает всякую популяризацию, которая может позабавлечь часок, но не принесет никаких ощутимых результатов», как рассуждал один из героев Конан Дойла профессор Челленджер [55, с. 156].

Нам трудно со всем этим согласиться, но одна мысль не вызывает сомнений: нельзя все знание наук получать из «вторых рук». Здесь есть чему поучиться у искусства. Так испокон веков одной из основных задач копирования в живописи считается необходимость «рассматривать работы великих мастеров и изыскивать причины, по которым они их производили» [127], а не набивание руки, как могло бы показаться. В науке же мы знакомимся с классическими работами в основном из вторых и третьих рук. Студенту обычно, увы, не до «изыскания причин».

Что же делать? Читать работы великих мастеров и изыскивать причины, по которым они их производили. В теории эволюции это в первую очередь — работы Ч. Дарвина.

УГОЛ ЗРЕНИЯ

Отделение смысла от бессмыслицы. Теория — модель — объект. Теория Дарвина и динамические модели Ньютона. Закон шага и закон цели. Эволюционные сценарии в физике и биологии. Достаточны ли первые принципы? Теория или метод? Вложение возможных миров. Логическое всеведение. Неосуществимые программы дают полезные результаты. Определение как автопортрет. Проблема синтеза.

Число опубликованных статей, брошюр и внушительных монографий, посвященных биологической эволюции, уже необозримо — вряд ли найдется человек, который все это прочитал. А тут еще одна книга. Зачем? Есть ли в ней что-нибудь новое?

Мы, конечно, не рассчитываем на открытие новых биологических фактов. Новые теоретические идеи в книге все же есть, но они — далеко не самое главное. Мы придерживаемся распространенного сейчас мнения, что «в теории эволюции обескураживает не столько недостаток, сколько избыток разнообразных идей» [93]. Эти идеи часто настолько противоречат друг другу, что перед каждым человеком, заинтересовавшимся теорией эволюции, встает задача: отделить смысл от бессмыслицы, выбрать (хотя бы для себя) достаточно непротиворечивый комплекс идей.

Отделить смысл от бессмыслицы... Ставя задачу, желательно указать и возможные формы ответа. Что означает такое отделение? В результате вопросы должны быть разделены на решенные, нерешенные и бессмысленные, идеи — на безусловно верные, безусловно неверные и спорные. Нужно выделить область фактов, рассматриваемую в данной науке, описать методы получения фактов и их объяснения, разделить факты на объясненные, необъясненные и, что очень важно, необъяснимые в рамках существующих представлений. Нужно предложить про-

цедуры согласования знаний, которые должны выявлять парадоксы и противоречия. Нужно... В общем, нужно провести подробный логико-методологический анализ науки. А для осуществления его в полном объеме у нас нет средств.

Неполнота и неокончательность отделения смысла от бессмыслицы не должны нас останавливать в начале пути — без такого отделения вообще ничего нельзя сделать. Его незавершенность связана не только с недостаточной проницательностью исследователя или с нехваткой методов. Те вопросы, которые раньше считались бессмысленными, могут оказаться осмысленными, а то, что вчера казалось решенным, вдруг снова стать проблемой, и наоборот.

Примеры из физики всем известны. Так, вопрос о физическом существовании атомов был настолько далек от задач, решавшихся в физике позапрошлого века, что в прошлом веке многие объявили его неразрешимым и бессмысленным, а в начале нынешнего он успешно перешел в разряд окончательно решенных. Евклидовость геометрии реального мира (применимость теоремы Пифагора к физически существующим треугольникам) долгое время считалась настолько очевидной, что никаких вопросов не возникало. А сейчас, после Эйнштейна, мы уже знаем, что геометрия физического мира неевклидова.

Для решения поставленной задачи будет использоваться идеология математического моделирования, имеющиеся в нашем распоряжении методы построения моделей, а также некоторые методологические идеи Г. П. Щедровицкого [116, 117] и Я. Хинтикки [109]. (Отметим, что мы не являемся последовательными приверженцами какой-либо методологической школы).

Слово «модель» многозначно: его значение для художника или конструктора сильно отличается от того, которое принято в математическом моделировании. Мы бы не рискнули предложить темпераментному художнику свое понимание модели. Для нас модель существует чаще всего в форме системы уравнений, обычно дифференциальных — описывающих изменение системы со временем, хотя бывают безусловно и другие формы моделей.

Почему «существует в форме», а не просто «есть»? Дело в том, что в ходе построения модели и, главное, при соотнесении ее с объектом, обычно используются дополнительные структуры, которых в самой системе уравнений нет. Поэтому модель есть не просто система уравне-

ний, но еще и путь ее построения, и способ наложения на объект: метод изготовления плюс способ использования.

Теория и модель. Иногда понятия «модель», «моделирование» расширяют настолько, что любое знание объявляют моделью. Можно ли так делать? Имеют право. Но в результате этой склейки исчезает очень важная пара — теория и модель.

Модель совмещается, сравнивается с частными объектами и для этого приспособлена. Теория относится вроде бы к широкому классу объектов, но ни с одним из них впрямую сравниваться не может. Нет «теории атома водорода». Есть теория — квантовая механика, а модель построена с учетом большого числа дополнительных знаний: атом состоит из точечных протона и электрона, они взаимодействуют по закону Кулона, даны заряды и массы.

Опыты и эксперименты проводятся с отдельными частными объектами. Результаты сравниваются с теми, что получены на модели. Если есть заметные расхождения, то в первую очередь критикуют модель. Теория защищена моделями. Даже если не удается построить удовлетворительную модель, это относится на счет незнания каких-то дополнительных деталей объекта, «возмущающих» правильное поведение, или на счет неумения исследователя. И только появление новой теории, с помощью которой новые модели продуцируются более успешно, является достаточным основанием для отказа от старой.

Пример из истории механики (по Э. Маху [70], с. 179—180]). Г. Галилей построил для доказательства вращения Земли свою (как мы теперь понимаем — неправильную) теорию приливов. Он полагал, что они происходят из-за вращения Земли: вода движется по инерции прямолинейно, а Земля поворачивается. Более правильную идею И. Кеплера о воздействии Луны великий Г. Галилей считал ошибочной, она могла получить достаточные основания только после создания теории тяготения. Теория Галилея давала один прилив в сутки вместо двух. Это его не особенно смущало: существовали неучтенные факторы и мысль пошла таким путем — если учесть все эти факторы, то все получится.

То же и в химии. Я. Вант-Гофф не рассматривал сложных реакций. Это одна из причин несовпадения его моделей с некоторыми экспериментами. Большая часть классической книги «Очерки о химической динамике» посвящена разбору «возмущающих действий», которые могут

искажать явление. Теория же сомнению особенно не подвергалась.

Способы построения моделей и наложения их на объект в формальную структуру теории обычно не входят (вспомните модель атома водорода). Они образуют как бы дополнительные слои научного предмета. Анализ этих способов для всех современных наук — важная нерешенная проблема, обращенная как к конкретным специалистам, так и к методологам. Это и наша проблема.

Внедрение в науку динамических моделей — одно из величайших достижений Исаака Ньютона. Он отчетливо понял, что если получено описание движения на малом (бесконечно малом) отрезке времени, то можно описать его и на конечном, большом интервале, решив соответствующее дифференциальное уравнение. Он также наверняка понял, что эта идея — одно из важнейших открытий, иначе трудно объяснить, почему она была опубликована им отдельно в зашифрованном виде фразой: «Полезно решать дифференциальные уравнения» — с переставленными буквами (в виде анаграммы), так, чтобы посторонний не мог бы прочесть зашифрованное, а приоритет был бы зафиксирован.

Теория эволюции с помощью естественного отбора, как это ни странно, предстает перед нами сейчас одним из воплощений идеи Ньютона: описываются изменения, связанные с наследственными вариациями, рождениями, выживанием, размножением и смертностью на сравнительно небольших временах, и утверждается, что биологическая эволюция сводится к большой последовательности таких изменений.

Предлагается объяснять сначала мелкие шаги, вместо того, чтобы сразу браться за объяснение итога. Принимается «закон шага» вместо «закона цели». Не существует в общем случае иного объяснения результатов динамики кроме того, что они следуют из описания мелких изменений, а система, проходя их шаг за шагом, «сама себя находит». А если для некоторых классов систем и появляются описания итога движения, минующие последовательное перемещение (шаг за шагом), то это тоже может рассматриваться как свойство шагов, свойство, вытекающее из описания мелких сдвигов на малых временах.

Предельное (через большое время) состояние изолированной физической системы соответствует максимуму энтропии и, соответственно, каждое самопроизвольное изменение ее состояния увеличивает энтропию.

Со временем выживают те организмы, у которых коэффициент размножения больше — но это не из-за какого-либо стремления к совершенству, а просто потому, что с ходом времени их доля в системе все увеличивается. Коэффициент размножения — просто коэффициент в уравнениях, описывающих изменение численности, а не цель совершенствования. Но в результате появляется возможность рассматривать его как меру оптимальности.

Такого рода динамические модели — модели различного (часто говорят — дифференциального) выживания — призваны объяснить эволюцию. Но можно ли с их помощью объяснить биологическую эволюцию? И вообще, как мыслится объяснение мира живого путем сравнения с явными матемазаврами? Хорошо, пусть в конечном итоге различное выживание и наследуемые различия все определяют. Признаем это. Но что делать с принятым тезисом? Можно использовать его как формулировку метода: рассматривать все биологические свойства, палеонтологические находки и т. п. с точки зрения возможного выживания и размножения, с точки зрения отбора и адаптации к изменяющимся условиям.

Например, со временем изменялись конечности у предков лошади. Происходило уменьшение числа пальцев. В конце концов боковые пальцы укоротились и исчезли. Конечности стали однопалыми. Это давало преимущества в условиях смены лесных ландшафтов на степные. Одновременно происходило изменение зубов. Преимущество в выживании получали те, у кого стачивание зубов компенсировалось постоянным ростом: износ при переходе к питанию травой увеличивается из-за земли, захватываемой вместе с пищей. Иное дело — листья в лесу. (Подробнее о классических работах В. О. Ковалевского по эволюции копытных, а также о личности автора можно прочитать в книге [87]).

Метод дает возможности конструировать сценарии эволюционного развития и таким образом упорядочить данные, это — способ понимать то, что было непонятно до Дарвина.

Ответы на вопросы о происхождении жизни, возникновении видов, эволюции тех или иных органов представляют собой более или менее правдоподобные сценарии, основанные на фактах и основных принципах физики, химии, теории эволюции. Сценарии являются ответом на вопрос: как это могло произойти в соответствии с данными основными принципами и имеющимися фактами. Имен-

по, как могло произойти, а не как произошло [1]). Существование единственного (с точностью до незначительных деталей) сценария, совместимого с известными фактами и основными принципами — недостижимый идеал.

Основные эволюционные события уникальны, очень длительны и их сценарии не допускают прямой экспериментальной проверки. Ее место занимает проверка устойчивости к появлению новых фактов, которое время от времени происходит. Согласуется новый факт со сценарием — хорошо. Требует незначительных изменений — тоже неплохо.

Такая же ситуация встречается во многих науках. Эволюция Вселенной, например, — еще более длительный процесс, а об экспериментальном повторении его отдельных частей нечего и думать. Все же появляются убедительные исследования о сценариях этой эволюции (рекомендуем прочитать книгу С. Вейнберга о первых трех минутах Вселенной [19]).

Метод отчасти тот же — конструирование правдоподобных сценариев. Существует и важное отличие. В теории эволюции Вселенной есть средства, позволяющие строить динамические модели на основе содержательных предположений, и аппарат для исследования моделей. Это означает, что есть способы получения однозначных следствий из принимаемых предположений. Теория биологической эволюции этого блага лишена.

Создание правдоподобных сценариев для эволюционных событий важно не только само по себе. Оно связано еще с вопросом о достаточности основных принципов. Объяснима ли эволюция живых существ с помощью теории отбора редких случайных наследуемых изменений? Важен перенос центра тяжести вопроса с объяснения на объяснимость. Мы можем не знать, как в действительности возникла Солнечная система, но тем не менее сохранять уверенность в том, что ее возникновение с высокой точ-

[1]) Здесь речь идет не о неисчерпаемости объекта, очевидной с методологической позиции, использующей явное разделение объекта, как он есть, и предмета, включающего средства описания и изучения объекта. Нет, неединственность сценариев есть прямое следствие способов их построения. Они могут эволюционировать и сменять друг друга и эти смены не будут исправлением ранее допущенных ошибок. Неединственность сценариев должна явно учитываться в теории эволюции. Имеет силу «третий закон Симпсона»: «Какого бы рода проблема перед нами не стояла, нам всегда не хватает информации, чтоб решить ее окончательно» [92, с. 43].

постью согласуется с известными законами физики, новых же законов изобретать не надо. А в теории эволюции? Может быть, здесь многое еще достаточно убедительно не объяснено, потому что вовсе необъяснимо на основе принятых предположений. Большинство ученых сейчас полагает, что о необъяснимости не может быть и речи. Эта точка зрения горячо отстаивается М. В. Волькенштейном [24].

Истина в науке ищется, однако, не путем голосования. И некоторые видные специалисты полагают, что общепринятые положения теории эволюции в принципе не могут объяснить многих сторон развития жизни (Л. С. Берг [12], А. А. Любищев [64, 65]).

В дискуссиях о теории эволюции противники ее дарвиновского направления, противопоставляя проблемы дарвинизма успехам физики, любят ехидно задавать такого сорта вопросы: объясните-ка из ваших основных принципов, как возник глаз? Почему-то глаз вызывает у них особую симпатию и упоминается чаще других органов.

Ответить на это можно. Во-первых, правдоподобные сценарии возникновения органов уже есть, а во-вторых, вот Вам атом меди (заданы атомный вес и заряд ядра). Сосчитайте-ка из основных принципов физики электропроводность реальной меди, ее упругость и др. Впрочем, достаточно электропроводности, но только честно: даны атомный вес, заряд, уравнения квантовой механики, закон Кулона и определение электропроводности, а более ничего. Нам неизвестны примеры таких вычислений. Вряд ли их можно провести честно, не подглядывая по дороге на реальную медь и не делая на основе этого подглядывания существенных упрощений задачи.

Проблема: как пройти от основных принципов до модели объекта. От механики Ньютона до моделей Солнечной системы, от квантовой механики до модели атома водорода пути пройдены. Модели получены, достигнуто совпадение с эмпирическими данными, которые начали собираться задолго до появления этих моделей и теорий. Такие примеры есть и для теории Дарвина. Они относятся к искусственному отбору в лабораторных популяциях, к селекции пород домашних животных, к некоторым быстрым перестройкам в природе, причиной которых, увы, часто является деятельность человека, загрязняющая и разрушающая среду обитания. Несколько таких примеров приводится в главе «Отбор по признаку».

Метод построения сценариев базируется на успехах двух типов. Во-первых, успешное описание тех кратковременных процессов, которые мы наблюдаем и можем подробно описать, и, более того, сами организуем и которыми можем управлять. Другие успехи — построение для эволюционных событий удачных сценариев, которые устойчивы к постоянно появляющимся новым фактам, то есть поглощают их, не испытывая существенных изменений.

Чтобы не возникло путаницы, полезно провести такое разделение. Одна и та же теоретическая идея может выполнять различные функции. Она может быть элементом формально организованного знания — теории. Теория относится к некоторому классу идеальных объектов. Свойства идеальных объектов могут быть получены, выведены теоретически. Потом эти свойства относятся к реальному объекту. Здесь они составляют теоретически обоснованную гипотезу, допускающую проверку. Если проверка не удалась, то чаще всего обвиняют в неточности подбор идеального объекта, моделирующего реальность,— моделирование.

Та же самая теоретическая идея может выступать и в качестве основания для метода. Успех здесь будет означать успешность использования метода. Формальная согласованность идеи с существующими теориями с этой точки зрения играет второстепенную роль. Зато потом полученное знание будет труднее согласовать с имеющимся. Тут выделяется особая группа задач по согласованию знаний.

Профессор А. А. Власов в середине нашего века искал уравнения, описывающие системы из большого числа частиц: жидкость, твердое тело и т. п. В ходе своих поисков он руководствовался идеей: частицы полностью делокализованы (размазаны в пространстве). Нет частиц — есть только плотность вещества. Это не согласуется ни с тогдашней, ни с сегодняшней теоретической физикой. Как критиковали А. А. Власова виднейшие теоретики: Л. Д. Ландау, Н. Н. Боголюбов... А результат? Уравнение Власова вошло во все учебники. Для него получено «легальное» обоснование. Метод сработал, хотя его основания были откровенно еретическими и как теория отвергнуты.

Противники дарвинизма требуют, чтобы он работал как теория ньютоновского типа с моделированием и предсказанием в тех областях, где он функционирует в первую очередь как метод построения сценариев, упаковки фактов. При этом отвергаются как недостаточные или вообще не относящиеся к сути дела аргументы, обращающиеся к ус-

пехам в моделировании лабораторных или других искусственных систем.

Чтобы разобраться в проблемах объяснения, выведения и выводимости (все равно — явлений эволюции из дарвинизма или химии из физики), нужны логические средства, упорядочивающие рассуждения. Мы будем искать их в представлении о возможных мирах.

Понятие *возможного мира* восходит к Лейбницу. Не входя в формальные подробности, можно сказать, что возможный мир есть некоторое «возможное положение дел в мире», взятом со всей детальностью. То, как человек представляет себе возможное, управляется концепциями, которые он разделяет. Возможные миры механики — это системы тел, взаимодействующих посредством заданных сил и движущихся по законам механики. Возможные миры биологии можно задавать как системы различных живых существ с заданной историей, строением и функционированием. Все неживое выступает при этом как «среда», а как будут представлены различия живых существ, их история, строение и функционирование — зависит от избранного взгляда на предмет биологии.

С каждой общей концепцией связано семейство возможных миров. Один из вариантов проблемы сводимости: представим себе мир, где все происходит в точности по известным фундаментальным законам физики. Будет ли в этом мире место для известной нам химии? А для биологии или физики твердого тела? Можно ли среди возможных миров фундаментальной физики найти такой, который бы практически не отличался от нашего действительного мира (за исключением тех деталей, которые известны только специалистам — физикам)? Мы вслед за многими [1]) говорим: Да! Среди возможных миров физики найдется такой, где почти все как в нашем действительном мире.

---

[1]) «Законы феноменов биологии являются и не могут быть ничем иным, нежели законами поведения атомов и молекул, когда они взаимодействуют таким образом, что создают живые организмы» [71, с. 183]. Эта неправдоподобно радикальная точка зрения получена перефразировкой высказывания Дж. Ст. Милля. Анализируя и критикуя ее, известные биологи [71] подчеркивают, что биология, конечно, не противоречит физике, но содержит особые законы. По их высказыванию: «организм — совершенно особая совокупность молекул» — можно судить о позиции. На используемом языке это можно было бы выразить так: возможные миры физики, в которых есть жизнь,— совершенно особые и физика не обладает правилом отбора этих миров. Физика не знает, что такое жизнь.

И даже существуют люди, сидящие за письменным столом и создающие на русском языке такой же текст, как этот. Но сразу оговоримся: это «Да» есть результат веры, идеологической установки, а не знания. Знать такие вещи мог бы только логически всеведающий субъект. «Мировой разум» П. Лапласа, который знает все о механическом мире в каждый момент времени и может совершать сколь угодно точные предсказания,— вот примерный масштаб такого субъекта.

Есть еще одна логическая проблема. Понятия человек, дерево, ...не принадлежат языку фундаментальной физики. Распознать эти объекты в физическом мире непросто. Если смотреть на мир через электронный микроскоп, то ни цветок, ни насекомое, ни человек не будут увидены. Даже слово «молекула» принадлежит иному словарю.

Есть такие тестовые задачки: найти человека, зверя или птицу в хаотическом переплетении линий. А представьте, что задано состояние системы протонов, нейтронов, электронов. Найдите здесь человека. Задача эта того же масштаба, что и логическое всеведение.

Итак, сразу два препятствия, мешающие решить вопрос о сводимости: необходимость логического всеведения и проблема распознавания объектов, не принадлежащих к идеальным объектам физики.

Нужно ли ставить вопрос о сведении и объяснении или сводимости и объяснимости? И что может дать его изучение, кроме субъективной веры в объяснимость? В мире современной физики известны основы, но никогда не будут известны все следствия. Их можно открывать — большинство теоретических работ описывает такие открытия. Следовательно, при анализе человеческих знаний надо признать в качестве допустимых и такие возможные миры, в которых запрятано труднообнаружимое противоречие. Если носитель знания лишается логического всеведения, то следует признать и «невозможные возможные миры». Это еще более запутывает рассматриваемый вопрос. Может быть, наше убеждение о принципиальной сводимости основано на мысленном рассмотрении невозможных возможных миров физики? (Так думал известный физик Е. Вигнер, который пытался доказать с позиций квантовой механики невозможность самовоспроизводящихся систем [22]).

Редукционизм — установка на сведение одних наук или их крупных разделов к другим: химии к физике, биологии к химии и физике, всей биологии к какой-либо ее части, физики твердого тела к квантовой механике и т. д. Цели

редукционизма обычно нереальны, но полезная продукция в ходе осуществления его программ производится.

Из той области, которую хотят объяснить, «свести», выделяется ряд задач (обычно чрезвычайно упрощенных), которые действительно могут быть решены другими средствами, сведены на другой уровень — от химии к физике, например. Решив эти задачи, берутся за другие, несколько более сложные. Здесь прямое сведение не удается, но можно использовать уже решенные более простые задачи и строить заключения по аналогии. Кроме того, не запрещено дополнительное обращение к опыту. Так рождаются промежуточные синтетические и полуэмпирические методы исследования. Они либо образуют со временем новую область науки, обрастая теориями, фактами и средствами представления объекта, либо включаются в одну из взаимодействовавших областей науки.

Так возникла квантовая химия на стыке физики и химии, а также статистическая физика, как результат работ, ставивших своей целью сведение термодинамики к механике. Физика твердого тела, напротив, втягивает в себя продукты всех попыток редукции. В результате она стала очень сложным единством разнообразных, а иногда взаимно противоречивых идей, методов, моделей.

Интересно, что даже общепризнанные успехи объяснения одной области науки посредством другой не отменяют объясненной области с ее понятиями, методами, моделями. Так, геометрическая оптика продолжает успешно использоваться, хотя показано, что она предельный случай волновой. Напротив, методы геометрической оптики проникли в волновую как основа для построения приближений.

Редукционизм обычно не может достигнуть своей цели, но может быть полезен. Но все же хорошо бы знать, к какой цели идет движение и не задаваться принципиально недостижимыми ориентирами. Великая цель не обязательно та, которую вообще нельзя достичь. Великая задача — не та, которая не имеет решения.

Явно свести всю эволюционную биологию к динамическим моделям отбора наследуемых вариаций невозможно, да и не нужно, а вот мыслить все эволюционные события как происходящие в том мире, где «все по Дарвину» (или по современной синтетической теории) полезно — это способствует упорядочению и согласованию знаний. Мы мыслим молекулы состоящими из атомов и подчиняющимися квантовой механике даже тогда, когда уравнения кванто-

вой механики не применяются. Такое вложение позволяет ухватить любую возможность использования общих идей, любую возможность моделирования.

В физике, в тех ее областях, которые не сводятся к фундаментальным теориям, очень развита особая культура оценок. Для изучаемых объектов рассматриваются их модели — идеальные объекты фундаментальной теории. Но работа с такими моделями по соответствующим строгим правилам невозможна — как невозможно, например, выписать несколько миллионов (или более) уравнений и решить их. Резко упрощая правила оперирования с моделью и тем самым значительно ухудшая точность, получают оценки вместо ответа. Иногда можно прикинуть, насколько велико возможное расхождение оценки и ответа (если представить, что тот будет получен логически всеведающим субъектом). Искусство оценок было бы очень полезно и в эволюционной теории, но как его вырастить? Проблема.

Есть в биологии серия «вечных» вопросов, посвященных выяснению понятий: «что такое..?». Они периодически всплывают и иногда вызывают бурные дискуссии ученых. Вопрос: «что такое жизнь?» — интенсивно обсуждался в научной литературе прошлого и начала нынешнего века. Сейчас же он перекочевал в основном на страницы научно-популярных и художественных книг. До сих пор вызывает споры понятие «биологический вид».

Эта серия вопросов призывает не просто к игре в определения. Понятия «жизнь», «биологический вид» и другие им подобные двулики. С одной стороны, они являются элементами, кирпичиками в системе знаний и могут определяться через свои функции в этой системе. С другой — они соотносятся с естественными объектами, с которыми мы непосредственно сталкиваемся в своей практике. Задача определения здесь сложнее и многообразнее, чем, например, в математике. В частности, определение жизни, даваемое ученым, содержит и его исследовательскую позицию — «угол зрения». Не определение, погружаемое в объект («что такое жизнь»), а определение предмета исследования («жизнь как ...»).

Бессмысленно пытаться определить объект как объект. На это постоянно наталкиваются, но редко замечают. Надо сразу рассматривать объект как включенный в деятельность. Формулировка определения может быть полезна и как момент рефлексии, самоанализа: стоп, а чем это мы занимаемся? Утрируем: определение во многом есть

зеркало дальнейшей деятельности, автопортрет исследователя. Прямо по К. Чуковскому:

«Мудрец в нем видел мудреца,
Глупец — глупца,
Баран — барана,
Овцу в нем видела овца,
И обезьяну — обезьяна.
Но вот подвели к нему Федю Баратова,
И Федя неряху увидел лохматого».

В определении необходим, конечно, и объективный момент. Если оно плохо связано с реальностью, то возникает изучение фантомов, создаваемых исключительно воображением. Не тени, не проекции реальности будут тогда в центре внимания, но лишь «тени теней». Есть в определении и прагматический аспект. Кроме вопроса: «почему так определяем», важен и другой: «зачем?».

Итак, обозначено три аспекта определения: что изучается, как и зачем, а впридачу еще вплетенное в них самоопределение. Можно, конечно, выделить и другие аспекты.

Дадим пример двух определений жизни — двух взглядов, связанных с различными временами рассмотрения. Подход первый, порождается взглядом на живой организм, как на постоянно самообновляющееся физико-химическое единство. Отсюда — многие современные успехи физико-химической биологии [50] и проекты теоретической биологии, обращенные в будущее [9]. Время рассмотрения здесь — одно, реже — несколько поколений. Если же взять за основу определения размножение и наследование, придем к популяционной генетике и теории микроэволюции. Здесь времена — десятки или сотни поколений.

В книге К. Анфинсена «Молекулярные основы эволюции» говорится: «можно представить любой вид как иерархию белковых структур, различающихся по своей «уязвимости»: от совершенно «неприкосновенных» до весьма легко переносящих изменения» [5, с. 223]. Это тоже свой взгляд на живое, в соответствии с ним строились и строятся многие разделы молекулярной биологии.

А вот отрывок из старой, но и по сей день интересной работы Ж. Леба: «то, что мы называем жизнью, состоит из целого ряда химических реакций таким образом, что одна какая-нибудь реакция или группа реакций (*а*) (например, гидролиз), вызывает или доставляет материал для следующей группы реакций (*в*) (например, окислительных процессов)» [61, с. 230]. Не правда ли, это определение похоже на зеркало исследовательской дея-

тельности по типу: я исследую жизнь так. Прагматического аспекта мы здесь не касаемся. Его изучение требует далеких экскурсов в историю вопроса. Но, строго говоря, без этого нельзя выяснить причины, по которым производились великие работы.

От разных определений приходим к разным предметам. Как связаны результаты этих областей? Вновь мы уткнулись в проблему синтеза знаний. Не исключено, что она является основной проблемой современной биологии и дальнейшее развитие этой науки будет определяться в первую очередь прогрессом в направлении синтеза.

Заканчивая главу, отметим, что наука — огромная область человеческой деятельности и удержать ее всю в одном рассуждении нельзя. Даже рассматривая свою собственную деятельность, нельзя добиться полного ее охвата. Всегда схвачена и проанализирована будет только какая-нибудь проекция.

Неполнота проведенного разбора очевидна, но этот второй шаг вооружил нас для дальнейшего движения.

ИЗГОТОВЛЕНИЕ МОДЕЛЕЙ

Восемь разновидностей моделей. Парадоксы и презумпция осмысленности. Незавершенные миры развивающейся физики. Рамка для неизвестных возможностей и в ней — Чебурашка. Простота без упрощений. Мысленный эксперимент — столкновение знаний. Имитационные модели. Две функции моделей: соответствие объектам и смыслообразование. Эффект зайца. Неужели физику легче, чем биологу? Проект двух следующих шагов.

Название этой главы представляет почти дословный перевод заголовка статьи Р. Пайерлса *Model Making* (Делание моделей; имеется русский перевод [80]). В работе Р. Пайерлса дана классификация моделей, используемых в физике. Мы будем применять ее в книге, добавив еще одну рубрику — вместо 7 типов получим 8. Излагаемая классификация не претендует на всеобщность. Ее можно назвать скорее рабочей, суммирующей большой опыт деятельности Р. Пайерлса, его друзей, к которым принадлежат многие создатели современной физики, и вообще, опыт перестройки физики, происходившей в первой половине нашего века и продолжающейся поныне.

Мы сознательно отказались от соблазна построить свою классификацию моделей. Кроме уважения к Р. Пайерлсу и его опыту нами двигало желание иметь перед собой «двойную действительность». Взгляды крупного физика на научную работу почти столь же интересны для обсуждения и важны, как и сама наука. Использование чужой классификации очень удобно: с одной стороны, она есть средство, применимое в анализе, с другой — сама составляет объект анализа, зафиксированный опыт моделирования.

Дальнейший текст этой главы состоит из трех компонент: собственный текст Р. Пайерлса [1]), пояснение к нему,

[1]) Далее в этой главе взятый в кавычки текст есть цитата из статьи [80], если нет дополнительных указаний.

составленные нами как бы с позиции Р. Пайерлса (текст понимания), и апалитический комментарий, в котором мы пытаемся по-своему осмыслить классификацию, размещая ее среди своих знаний и представлений о моделировании и научной теории.

Первые два типа моделей (названия и краткие комментарии в скобках («такое могло бы быть») принадлежат Р. Пайерлсу).

Тип 1: Гипотеза (такое могло бы быть).

Тип 2: Феноменологическая модель (ведем себя так, как если бы...).

Эти типы моделей тесно связаны между собой. Они различаются в основном тем, как к ним относится исследователь. Модели первого типа «представляют собой пробное описание явления, причем автор либо верит в его возможность, либо считает даже его истинным». Модели второго типа привлекаются тогда, когда предлагается механизм для объяснения явления, но ясно, что имеющихся данных недостаточно, чтобы убедить нас в справедливости этого объяснения. При этом поиск окончательного ответа считается незавершенным. Сама же модель может рассматриваться как способ объяснения имеющихся соотношений и формулировки дальнейших предположений.

К первому типу Р. Пайерлс относит модель Солнечной системы по Птолемею и усовершенствованную Кеплером модель Коперника, модель атома Резерфорда и модели эволюции Вселенной — в том числе модель Большого Взрыва, которой посвящена уже упоминавшаяся книга [19]. Во второй тип входят, например, модели теплорода и кварковая модель элементарных частиц.

Поскольку различие между моделями первого и второго типов состоит, в основном, в отношении к ним, то между этими двумя группами моделей идет непрерывный обмен. Так, представление о том, что все частицы состоят из «ядерных аристократов» — кварков, родилось, как полагает Р. Пайерлс, в виде модели второго типа, а последующее развитие передвигает ее в разряд гипотез (тип 1). Идея атомизма в физике (по Р. Пайерлсу) также возникла как модель второго типа, а сейчас представление об атомах окончательно относится к типу 1.

Знаменитый исследователь науки И. Лакатос полагает (и обосновывает свое мнение), что закон тяготения Ньютона создавался тоже как феноменологическая модель, а в разряд фундаментальных гипотез он перешел позднее: «для самого Ньютона и его личных учеников теория тяго-

тения никогда не являлась чем-то большим, чем промежуточное решение проблемы» [60].

А вот модели «светоносного» эфира, пронизывающего все тела, проделали путь от типа 1 к типу 2, а сейчас покоятся на кладбище науки.

Вот еще три типа моделей, объединенных одной идеей упрощения. Но упрощение бывает разным.

Тип 3: Приближение (что-то считаем или очень малым или очень большим).

Тип 4: Упрощение (опустим для ясности некоторые детали).

Тип 5: Эвристическая модель (количественного подтверждения нет, но модель способствует более глубокому проникновению в суть дела).

Даже если удается записать уравнения, описывающие явления, то найти их точное решение чаще всего нельзя. Вычислительные машины спасают далеко не всегда — громоздкость вычислений и получение результата в виде числа (пусть довольно точно найденного), а не формулы, которую можно качественно проанализировать во всем диапазоне условий, снижают ценность прямых расчетов. В этом случае наиболее естественный путь — использование приближений, то есть переход к моделям типа 3. В поиске приближений физики достигли виртуозности, иногда шокирующей строгих математиков. Как пишет Р. Пайерлс, при решении многих проблем «обычно не удается дать строгое доказательство того, что выбранное приближение является адекватным, или, если быть точным, установить пределы изменения погрешности вычислений, обусловленной отбрасыванием членов более высокого порядка малости. В таких случаях на помощь приходят здравый смысл и накопленный опыт работы: квалифицированный физик обычно знает, где его подстерегают принципиальные ошибки, и может оценить предполагаемые здесь эффекты».

К моделям типа 3 (приближение) относятся, очевидно, все *модели линейного отклика*. Они состоят в том, что уравнения полагаются линейными. Стандартный пример — закон Ома для связи тока, текущего по проводнику, с приложенным напряжением. Некоторые, привыкнув к металлическим проводникам и не очень большим напряжениям, начинают считать закон Ома законом природы, а не обычным приближением. Чтобы убедиться в том, что это не так, достаточно приложить напряжение к полупроводнику.

Отличительная черта моделей линейного отклика заключается в том, что они могут применяться как при нали-

чии более точных моделей (под названием первого приближения), так и при их отсутствии (так называемые *феноменологические линейные модели*). На наш взгляд, вопрос о том, к какому типу относить линейные феноменологические модели — к 3-му или 4-му — не вполне ясен. Ведь не всегда понятно, как построить для них нелинейный прообраз, чтобы потом его упростить. А в таком случае неучитываемая нелинейность, скорее, есть отбрасываемая качественная деталь.

Другой пример модели типа 3 (приближение) — *идеальный газ*. «Мы подразумеваем под ним газ, в котором отсутствуют столкновения между молекулами и потому они двигаются полностью независимо одна от другой. По мере уменьшения давления любой реальный газ все в большей степени стремится к пределу, установленному идеальным газом. В результате этого появляется возможность экспериментировать со столь разреженным газом, в котором можно пренебречь отклонениями от законов идеального газа. Такой газ можно использовать, например, в газовом термометре и установить достаточно точную шкалу абсолютных температур. Если использовать рассматриваемое приближение таким способом, то оно ничем не отличается от ранее отмеченных приближений линейного отклика,— снова что-то считаем очень малым или очень большим,— однако и при значительно более высоких плотностях газа весьма полезно наглядно представлять себе значительно более простую ситуацию с идеальным газом. Для целей количественного описания поведения такого газа можно подкорректировать результаты, учтя столкновения между отдельными частицами. При этом мы не выйдем за рамки использования обычной модели типа 3. Однако довольно часто этими поправками можно пренебречь, когда речь заходит о быстрой ориентировке в вопросах возможного поведения исследуемого газа, и тогда фактически используемое приближение следует отнести к моделям типа 4».

Итак, одни и те же уравнения могут служить моделью типа 3 (приближение) или 4 («опустим для ясности некоторые детали») — многое зависит от способа использования и от того явления, для изучения которого используется модель.

«Многие модели, с которыми сталкиваются физики, выглядят на первый взгляд настолько сложными, что в итоге всегда имеется возможность оказаться в положении человека, «не видящего из-за деревьев леса». Большую

роль в преодолении такой ситуации может сыграть использование упрощенной модели, в которой опущены некоторые дополняющие детали». Так получаем модели типа 4. Это не просто приближенные модели. В них отбрасываются детали, которые могут заметно повлиять на результат.

Одна модель такого типа уже рассматривалась. Она состоит в применении модели идеального газа к заведомо неидеальному. А вот другая — уравнение состояния Ван-дер-Ваальса для одного моля неидеального газа

$$\left(P + \frac{a}{V^2}\right)(V - b) = RT,$$

где P — давление, V — объем, T — температура (К), R — газовая постоянная, величина b характеризует минимальный возможный объем, с помощью величины a учтены силы притяжения молекул. При этом полностью не учитываются такие детали, как различные возможные зависимости силы от расстояния между частицами.

К четвертому типу относится большинство моделей физики твердого тела, жидкостей и ядерной физики. Дело в том, что путь от «фундаментального» микроописания на языке свойств отдельных частиц к макроописанию — к свойствам тела, состоящего из большого числа частиц,— очень длинен. Пройти его весь трудно. Этот путь в деталях доступен лишь логически всеведающему субъекту. Реально физики вынуждены прибегать к значительным упрощениям, отбрасывая многие детали. Этот путь и приводит к моделям 4-го типа.

Можно же, напротив, строить теорию твердого тела или жидкости сразу как феноменологическую, не идя при этом от отдельных частиц. Не знаем, куда бы отнес такие модели Р. Пайерлс, но на наш взгляд их можно относить к типу 2 и даже к типу 1 — все зависит от того, как понимать действительность, какое значение приписывать словосочетаниям «на самом деле», «истинное описание» и другим. Можно сказать и так: все определяется теми возможными мирами, в которые мы помещаем наши идеальные объекты (модели), тем, как в них представляется реальность.

«Иногда бывает необходимо, или полезно, еще дальше отойти в сторону от реалистического описания исследуемого явления и достичь тем самым еще большего упрощения, сохраняя тем не менее достаточную меру подобия с реальной ситуацией. В итоге это помогает нам узнать нечто новое о природе последней. Различие между моделями это-

го типа и типа 4, по всей видимости, менее остро, чем в случае ранее проведенного деления моделей на первые четыре типа».

Тип 5 — *эвристическая модель.* Она уже не претендует на количественное согласие с экспериментом, но должна помочь пониманию.

«В качестве типичного примера остановимся на понятии о средней длине свободного пробега в кинетической теории. Во многих случаях столкновения между молекулами играют важную роль даже в разреженных газах. Это в особенности касается процессов переноса, таких, как вязкость, диффузия или теплопроводность. Законченная теория интересующих нас столкновений частиц выглядит весьма внушительно и отнюдь не всегда позволяет получить физически наглядные результаты. Часто, поэтому, исходят из предположения о том, что каждой молекуле присуща определенная вероятность столкновений с другой молекулой на единице пройденного пути, что после такого столкновения движение пробной частицы носит случайный характер, т. е. она «не помнит» о своей скорости или направлении движения до момента удара». Эта модель [1]) позволяет получить простые формулы для коэффициентов вязкости, диффузии, теплопроводности и других. Но, увы, ошибка этих формул часто велика. «Обычно, однако, они правильно отражают порядок величины». Про ошибки знают все. «Однако данная модель настолько хорошо себя зарекомендовала в ситуациях, где требуется получить общее представление о величине эффекта, что все это время ею широко пользовались даже и те, кто знаком с присущими ей недостатками и ловушками».

Но бывает и так, что трудно изготовить модель, которая хотя бы качественно согласовывалась с реальностью — эвристическую модель пятого типа. Все же и в этом случае полезно моделирование. Построим модель, отражающую действительность хоть в чем-то, в какой-нибудь черте. Построим *модель по аналогии.*

Тип 6: Аналогия (учтем только некоторые особенности). На что рассчитывает физик, строя такую модель? Вероятно на то, что «коготок увяз — всей птичке пропасть», уцепишь какой-нибудь важный момент, а там глядишь — и весь клубок загадок размотается.

[1]) В научно-педагогическом фольклоре она получила название «модель абсолютно пьяного человека»: сделав шаг (на длину свободного пробега), он тут же забывает, куда шел, и направление следующего шага совершенно случайно.

Р. Пайерлс приводит поучительную историю использования аналогий в первой статье В. Гейзенберга о природе ядерных сил. «Это произошло после открытия нейтрона, и хотя сам В. Гейзенберг понимал, что можно описывать ядра состоящими из нейтронов и протонов, он не мог все же избавиться от мысли, что нейтрон должен в конечном счете состоять из протона и электрона. При этом возникала аналогия между взаимодействием в системе нейтрон — протон и взаимодействием атома водорода с протоном. Эта-то аналогия и привела его к заключению, что должны существовать обменные силы взаимодействия между нейтроном и протоном, которые аналогичны обменным силам в системе $H{-}H^{+}$, обусловленным переходом электрона между двумя протонами. Данное предположение оказалось конструктивным, и позднее было все-таки доказано существование обменных сил взаимодействия между нейтроном и протоном, хотя ими не исчерпывалось полностью взаимодействие между двумя частицами... Но, следуя все той же аналогии, В. Гейзенберг пришел к заключению об отсутствии ядерных сил взаимодействия между двумя протонами и к постулированию отталкивания между двумя нейтронами. Оба последних вывода находятся в противоречии с данными более поздних исследований».

И, наконец, последний тип классификации Р. Пайерлса.

Тип 7: *Мысленный эксперимент* (главное состоит в опровержении возможности). Великим мастером мысленного эксперимента был А. Эйнштейн. Один из первых таких экспериментов придуман им в ранней юности и привел в конце концов к созданию специальной теории относительности. Вот этот эксперимент. Если бежать за световой волной со скоростью света, а правила сложения скоростей — классические, то в движущейся системе отсчета мы будем наблюдать периодически меняющееся в пространстве и постоянное во времени электромагнитное поле. Согласно принятым законам электромагнетизма этого быть не может. Следовательно, либо законы зависят от системы отсчета, либо скорость света не зависит от системы отсчета. Вывод вроде бы тривиальный, а от его осознания как проблемы до специальной теории относительности не так уж далеко.

А вот и тип 8, широко распространенный в математических моделях биологических систем.

Тип 8: *Демонстрация возможности* (главное — показать внутреннюю непротиворечивость возможности). Модели

этого типа тоже состоят в мысленном эксперименте, но если в случае типа 7 (опровержение возможности) проводился мысленный эксперимент с более или менее реальными объектами (луч света, например), то для типа 8 это не обязательно, хотя, конечно, желательно. Главное здесь — демонстрация того, что предполагаемое явление не противоречит основным принципам и внутренне непротиворечиво.

Нам проще привести пример не из физики, а из химии, где модели такого типа встречаются чаще. Оно и понятно — многообразие химических систем огромно, и если показана непротиворечивость возможности, появляется надежда на обнаружение этого явления в действительности.

Не так давно обнаружено интереснейшее явление — *химические колебания*. Оно очень красиво не только как факт науки, но и само по себе, в прямом смысле. Представьте: пробирка, в которой идет реакция, периодически меняет цвет, по ней бегут цветные волны. О драматической судьбе этого открытия рассказано в хорошей популярной статье [114], не будем здесь ее пересказывать.

Как только это открытие дошло до сознания того, что называется научной общественностью, лавиной стали появляться работы, демонстрирующие возможность интересного поведения химических систем (в том числе — колебаний) на умозрительных моделях (тип 8). Строятся они так. Задается «список вещества» — буквы A, B, C, ... Предлагается список идущих между ними «реакций», например, $A+B\to C$, $A\to B$, $2B\to C$, ... Исследуется такая «химическая система», демонстрируется, что в ней могут быть колебания разных типов, волны и др. Таким способом создается «зоопарк возможностей» (чаще применяется термин «зоопарк моделей»). Этот зоопарк — очень нужное заведение, но, с другой стороны, понятно, что его можно умножать до бесконечности (увеличивая тем самым число своих статей в модной области). Начиная с некоторого момента становится очевидным, что работы, посвященные пополнению зоопарка, «обречены на успех». А это уже не соответствует идеалам науки.

Перечислено восемь типов моделей. Каждую встречающуюся далее модель мы будем пытаться отнести к одному из них. Это не всегда просто по двум причинам: в классификации учитывается субъективный момент — отношение исследователей к модели и, кроме того, нет абсолютно четких граней между типами. Но цель наша и не состоит в однозначной привязке моделей к их типам (как коз к

колышкам). Просто полезно задумываться о месте той или иной работы, а это удобно делать, помещая ее в клеточку достаточно подробной классификации.

Правильное определение места модели важно хотя бы потому, что позволяет избежать многих бесполезных дискуссий. Споры часто вызываются либо тем, что модель не объясняет того, что хочется оппоненту (но что она и не должна объяснять), либо неоправданными претензиями автора на решение тех вопросов, на которые модель ответить не в состоянии.

Обратите внимание: не во всех примерах Р. Пайерлса речь шла о математических моделях — уравнениях, но всюду он полагает модель построенной, если можно начать писать уравнения и находить ответ. В центре внимания были этапы, предшествующие вычислениям.

Итак, 8 типов моделей. Перечислим их.

1. Гипотеза (такое могло бы быть).

2. Феноменологическая модель (ведем себя так, как если бы).

3. Приближение (что-то считаем очень малым или очень большим).

4. Упрощение (опустим для ясности некоторые детали).

5. Эвристическая модель (количественного подтверждения нет, но модель способствует более глубокому проникновению в суть дела).

6. Аналогия (учтем только некоторые особенности).

7. Мысленный эксперимент (главное состоит в опровержении возможности).

8. Демонстрация возможности (главное — показать внутреннюю непротиворечивость возможности).

Эти 8 типов суть 8 исследовательских позиций при моделировании. В предыдущей главе давалось идеализированное описание моделирования: выбирается идеальный объект из тех, что охватываются теорией, и сопоставляется объекту реальному. Соотнеся эту схему с классификацией Пайерлса, приходим к странной ситуации. Совпадения почти никакого! Разные типы моделей при малейшей попытке критики смешиваются между собой. Достаточно опереться на четыре тезиса:

1. Модель никогда не бывает полностью идентична реальному объекту.

2. При построении любой модели обычно не учитываются какие-нибудь уже знаемые (воспринимаемые) стороны реальности.

3. При построении и использовании модели всегда так или иначе применяются умозаключения по аналогии — а как иначе можно пройти путь от реального объекта к идеальному и обратно?

4. При построении модели всегда мысленно «проигрывается» существование (движение, поведение, функционирование) идеальных объектов в возможном мире. Здесь есть место мысленному эксперименту и демонстрации возможности.

Эти тезисы на первый взгляд не согласуются с классификацией. Первый из них приходит в противоречие с первым типом моделей: реальность не может совпадать с моделью, поэтому предположение «такое могло бы быть» никогда не выполняется. Пример с моделью Коперника вызывает сомнения. В ней (по крайней мере, в ее первой формализации И. Ньютоном) совсем не учитываются такие детали, как взаимодействие и конечные размеры планет. Трудно предположить, что последняя деталь была кому-нибудь неизвестна.

Итак, первые 6 типов сливаются, а 7-й и 8-й предстают как необходимые этапы любого моделирования.

Но не будем поспешны. *Презумпция осмысленности* [1]) — один из руководящих принципов понимания. У нас нет оснований, из которых исходил Р. Пайерлс в своей классификации. Попытаемся их воссоздать.

Руководствуясь презумпцией осмысленности, человек не очень рискует. Если удастся переосмыслить и обосновать исходно неосновательный текст, то тем лучше — почти из ничего возникло новое знание. А вот отбрасывание чужого положения «с порога» из-за отсутствия у себя достаточных для него оснований может сильно обеднять культуру как отдельных людей, так и сообщества, в котором прививается эта норма — нарушение презумпции осмысленности. Последнее — самое опасное.

В случае с Р. Пайерлсом можно быть точно уверенным — основания есть. Но в физике XX века считается неприличным обнажать философско-методологические основания. Это дозволялось только великим: Н. Бору, А. Эйнштейну... Тем не менее, попробуем понять.

В статье Р. Пайерлса есть пример, не укладывающийся в идеализированную схему «теория — модель — объект».

[1]) Принцип, согласно которому каждое положение должно считаться осмысленным и имеющим основания, пока скрупулезно не показано обратное. Название выбрано по аналогии с важнейшим юридическим принципом – презумпцией невиновности.

Это — модель Гейзенберга для ядерных сил. Теории, претендующей на описание ядерных сил, тогда не было. Способ представления объекта В. Гейзенберг позаимствовал из имевшихся моделей взаимодействия протона с атомом водорода. Эту модель он подправил, чтобы приблизиться к опытным данным. Можно, конечно, сказать, что объемлющей теорией была квантовая механика. И так, и не так. В описании атома водорода и его взаимодействия с протоном участвует еще один раздел теоретической физики — теория электромагнетизма. Для ядерных сил такой теоретический раздел отсутствовал.

Попробуем выдвинуть гипотезу о причине, по которой классификация Р. Пайерлса не согласуется с теми представлениями, что изложены в предыдущей главе. Там была представлена прозрачная картина. В ней каждой теории сопутствуют способы конструирования идеальных объектов. С помощью этих идеальных объектов совершаются два важных дела: представляются реальные объекты и конструируются возможные миры.

Так вот, физика по Р. Пайерлсу не состоит из одной или нескольких фиксированных теорий, оснащенных всеми необходимыми дополнениями. Р. Пайерлс — физик, на глазах у которого и при его участии протекало несколько великих переворотов в науке. Можно задаться вопросом: в чем позиция такого физика должна отличаться от воззрений логика, профессиональное занятие которого — анализ имеющегося упорядоченного знания, возможных миров и тому подобного?

Различия почти выводимы [1]). Логик, скорее всего, будет выделять наиболее упорядоченные, установившиеся черты науки, а такого физика будут притягивать горячие точки науки, в которых она перестраивается; в его рассуждениях всегда будет присутствовать идея постоянно обновляемой науки.

«Я считал бы предательством по отношению к науке, если бы согласился зафиксировать твердо что-либо в этой области науки, где еще не все ясно» (Нильс Бор [17, с. 92]).

«Закон не может быть точным хотя бы потому, что понятия, с помощью которых мы его формулируем, могут развиваться и в будущем оказаться недостаточными. На дне любого тезиса и любого доказательства остаются сле-

[1]) И логики-эпистемологи («знаниеведы»), и физики бывают разными. Здесь речь идет о внутренней логике профессиональных позиций.

ды догмата непогрешимости» (Альберт Эйнштейн [122, с. 143]).

Здесь воззре́ния крупных физиков неожиданно сближаются с взглядами видных теоретиков искусства: «парадоксальное явление — незавершенность способствует сплоченности и непрерывности, тогда как завершенность разрушает эти качества» (Р. Арнхейм [7, с. 126]). Это — о живописи, а вот рассуждение, навеянное анализом творчества Ф. М. Достоевского: «...нельзя превращать живого человека в безгласный объект заочного завершающего познания. В человеке всегда есть что-то, что только он сам может открыть в свободном акте самосознания... нечто внутренне незавершенное» (М. М. Бахтин [10, с. 77—79]).

Именно в этой незавершенности развивающейся физики и ее миров мы видим источник несогласуемости классификации Р. Пайерлса с простыми логическими схемами «теория — модель — объект». И понять эту классификацию мы сможем только тогда, когда положим незавершенность науки в самое основание рассуждений. В результате внимание будет сосредоточено на деятельности по развитию науки и во всех рассуждениях будет явно присутствовать или неявно маячить фигура деятеля, позиция которого и служит основанием для отнесения моделей к типам классификации Р. Пайерлса.

Легко представить идеальные объекты и миры, соответствующие механике или любой другой физической теории. Можно приложить больше усилий и попытаться вообразить себе неоднородные миры из идеальных объектов, соответствующих разным теориям (например, из твердых тел, жидкостей, газов, плазмы и частиц). Здесь важным организующим началом может являться идея о существовании фундаментального уровня описания и потенциальной представимости всего с помощью идеальных объектов фундаментального уровня (например, частиц). Можно попытаться обойтись и без этой идеи — ведь ее реальное проведение требует, как минимум, логического всеведения.

Что же такое идеальные объекты и возможные миры развивающейся физики? Возникает представление о принципиально неполных списках идеальных объектов и способов их конструирования. Возможный мир теперь не может быть просто подробным представлением о возможном положении дел. Это представление должно быть принципиально незавершенным. Неполнота и незавершенность даже в предположении логического всеведения! Это что-то новое.

Незнание не означает, что допускаются любые возможности. Традиции и идеалы данной науки *накладывают рамки* на способы рассуждения.

Простейший пример: рассуждения об объектах физики как об искусственных образованиях, структура которых отвечает некоторому предназначению — цели, отвергаются. Они противоречат не просто какой-нибудь физической теории, а глубже — науке физике. Эти рассуждения не входят в рамку.

В рамках биологии, напротив, такие рассуждения допускаются, но обязательно под аккомпанемент. Чаще всего им служит обсуждение дарвинистского естественно-исторического обоснования целесообразности через динамику. Вспомните: закон шага вместо закона цели. Увы, слишком часто такое обоснование требует в конкретных случаях чего-то вроде логического всеведения. Реже аккомпанементом является отрицание возможностей такого обоснования, исходящее из отсутствия во многих конкретных случаях подробно доказанных построений. Все эти идеологические дискуссии порою сильно смахивают на звон панурговых жетонов.

Традиции и идеалы подвижны и сами. Рамка со временем меняется. То, что впишется в нее сегодня, может не войти завтра, и наоборот, завтрашняя рамка может допускать то, что останавливает сегодняшняя. Так, светоносный эфир отвергнут физикой не просто как ошибочное предположение, а как лишняя сущность, наличие которой не отражается ни на чем, доступном эмпирической проверке. А удерживался он ранее из-за убеждения в необходимости механического носителя колебаний. Рамку изменили — и нет эфира.

Прекрасный пример, который можно истолковать как изменение рамки и появление новых объектов, дан в сказке Э. Успенского и популярном мультфильме о Чебурашке. В начале сказки бедный Чебурашка, ни к какому виду не относящийся и не попавший даже в энциклопедический словарь, жалобно спрашивает: «А если вы не будете знать, кто я, вы не будете со мной дружить?» Его ласково-снисходительно утешают. Но стоило заикнуться Чебурашке в конце сказки о том, что он неизвестно кто («необрамленный»), как тут же последовал ответ: «Хотел бы я быть таким неизвестно кем, Чебурашка!»

Если акцентировать внимание на процессе исторического развития науки, то каждый факт, модель, гипотеза должны оцениваться по их роли в этом процессе. В момент их

появления должен создаваться и оцениваться проект роли. В каждый момент осмысления, которые дискретно расположены в непрерывной истории, должны оцениваться текущая роль и проектироваться ее изменения. Для всякой единицы научного знания важны способ порождения и место в исторически развивающейся системе, способность порождать новое и возможности собственной трансформации.

Модель первого типа, модель — гипотеза («такое могло бы быть») претендует на то, чтобы длительное время быть моделью данного объекта и порождать по аналогии модели в чем-то аналогичных объектов. Она должна быть включена в совокупность идеальных объектов на полных правах. Это, а не осуществимость в реальности, означает пояснение к ней.

«Такое могло бы быть» — следовательно идеальный объект может полноправно занимать свое место в возможных мирах. Ретроспективное (задним числом) отнесение модели к первому типу означает, что она свою функцию выполнила (выполняет).

Еще одно свойство, ожидаемое у моделей первого типа. Они должны становиться идеальными объектами при теории, которая обязана иметь статус фундаментальности. Функционировать она при этом будет по идеализированной схеме из предыдущей главы: «теория — модель — объект».

Сама фундаментальная теория к моменту построения модели не обязана существовать. Так было с моделью Коперника — механика Ньютона и закон тяготения были созданы позднее. В подобных случаях модель — гипотеза это тот камень, с которого начинается постройка нового теоретического здания.

Модель второго типа намного жестче привязана к конкретному объекту. Ей неохотно дается право порождать по аналогии модели других объектов. Феноменологическая (по Р. Пайерлсу) модель обычно не функционирует по схеме «теория — модель — объект». Она служит упорядочению эмпирических данных об объекте, предсказанию его свойств. Эти модели часто сопровождаются естественным вопросом: как осуществить редукцию (сведение) к моделям типа 1, как схватить ту же эмпирию с помощью полноправного идеального объекта?

Модели трех типов, от 3-го до 5-го, объединены идеей упрощения. Сюда входят приближение (тип 3 — «что-то считаем очень малым или очень большим») и более гру-

бое качественное упрощение (от «кое-что отбросим» — тип 4, до «кое-что оставим» — тип 5).

Всякая модель упрощает реальность, не так ли? Но не всегда в построении модели встречается процедура упрощения. Противопоставляются два пути. Путь Коперника и Галилея: в основу кладется структура, ясно и грубо соответствующая представлению физика об объекте. Потом ее можно уточнять, дополнять неучтенными подробностями и т. д., но первое действие не является отбрасыванием деталей в имеющейся (мыслимой) картине. Детали просто не берутся, потому что пока нет средств их взять, и первая модель доставляет одно из необходимых средств. Надо знать, что дополнять деталями.

Конечно, у автора модели могут быть мысли о существенном и несущественном, внутреннем (принадлежащем объекту) и внешнем (порождаемом окружением), он выбирает. Однако выбор не есть упрощение имеющегося идеального целого — того еще нет. Главное действие — конструирование.

Когда имеются основные конструкции и появляются способы учета и удержания деталей, возникает другой путь — собственно упрощение. Теперь детализированное и богатое целое существует не только в реальности, но и в идеализированной действительности науки. Для возможности оперирования приходится упрощать. Об этом действии говорит Р. Пайерлс, обсуждая модели 3—5-го типов.

На втором пути снова могут возникнуть те же уравнения, что и на первом. Но в истории это будет другая модель. Отличаться они будут способом порождения, фоном, на котором это порождение происходит, и функцией. Пример — закон Ома. Сейчас он для нас — простая модель линейного отклика, применяющаяся тогда, когда вольт-амперную характеристику (зависимость постоянного тока от напряжения) можно полагать линейной в рассматриваемом диапазоне напряжений. Но когда Г. Ом выполнял свою работу, пользуясь аналогией электрического тока и потока тепла, не существовало еще понятий, в которых работаем мы, критикуя его закон. Первый шаг был сделан Г. Омом в 1827 г. Его модель в момент создания следует, вероятно, отнести к первому типу. Интересно, что признаны закон Ома и те понятия, в которых он формулируется, были не сразу — потребовалось более десяти лет.

Строя модели типов 3—5 исследователь имел перед собой как бы две действительности: тот реальный объект,

к которому будет относиться модель, и идеальную действительность, в которой этот объект уже схвачен (или может быть схвачен), но в виде, недоступном для оперирования. Чтобы осознать различие между 3-м и 4—5-м типами, нам приходится вводить еще третий пласт — формульный, математический — пласт записанных уравнений.

Введение третьего пласта означает, что отныне мы открыто признаем две формы существования модели: качественная схема объекта и результат развертывания этой схемы до детальной системы уравнений. В научной деятельности тогда нужно выделить методы такого развертывания.

Модель Коперника можно сформулировать словами: планеты обращаются вокруг Солнца по своим орбитам,— а можно использовать механику Ньютона и закон тяготения и записать уравнения движения для планет и Солнца как взаимно тяготеющих масс. Эта система — новый идеальный объект. Когда упрощают ее, основываясь на предположениях о количественных соотношениях слагаемых, то получают приближение — модель 3-го типа (что-то считаем очень малым или очень большим). Когда упрощают модель еще до стадии написания уравнений, получают модели 4-го или 5-го типов. Можно получить разными путями одну и ту же систему уравнений. Различия между путями становятся особо существенными тогда, когда практически невозможно выписать уравнения до упрощений, если исходить из действительности фундаментального уровня. Модели типов 4 и 5 не являются приближением так же, как модели типа 1 — обычным упрощением; не производилось таких действий, и все.

Люди нашего времени склонны недооценивать древних мыслителей, особенно таких, как софисты. А ведь они, например, ясно выразили идею о том, что отсутствие детали не всегда является результатом ее отбрасывания или утери, сформулировав это в характерной для софистов афористически-ироничной форме: «Что ты не терял, то имеешь. Рога ты не терял. Значит, у тебя есть рога».

Перейдем к моделям типа 6. Это — откровенные аналогии, не имеющие часто достаточных теоретических оснований. Они — первые шаги в незнаемое, мостики к моделям — гипотезам. Убедившись в результативности такого шага, ученый может обращаться с ним как с моделью первого типа. В случае же неудачи все равно будет получено знание, полезное для функционирования науки. В частности, эти модели дают возможности ставить эксперименты. Тут место для большого вопросительного знака: неужели

для эксперимента нужна модель? Чтобы ответить на этот вопрос, введем различение эксперимента и опыта.

Как главное выделим такое отличие: *эксперимент* решает вопросы, разрешает дилеммы, *опыт* получает знания о явлениях и процессах, давая их описания. Продукт эксперимента — подтверждение или опровержение теоретического знания, аккумулированного в моделях, продукт опыта — описание, эмпирическое знание, которое с современной точки зрения представляет собой материалы к размышлению[1]). Теория, вооруженная моделированием, ставит вопросы эксперименту, а для опыта поставляет средства описания. И нужны здесь разные теории.

От Аристотеля до Леонардо да Винчи ставилось много опытов по изучению падения. Исследовались эмпирические зависимости времени падения от веса (вопреки вульгаризаторскому мнению о том, что древние не ставили опытов). Но из этих эмпирических зависимостей нельзя было вывести механики [116].

Эксперимент и современная теоретическая смелость начались с Галилея. Шутка ли — заявить, что все тела падают одинаково, когда это очевидно не так. А основанием для заявления служили в первую очередь эксперименты мысленные, приводившие воззрения о зависимости времени падения от веса к парадоксам.

Попробуем поставить такой мысленный эксперимент. Одинаковые тела падают одинаково. Опыт первый: возьмем два одинаковых тела и одновременно отпустим их с одинаковой высоты. Расстояние между ними со временем меняться не должно — они падают одинаково. Соединим теперь эти тела бечевкой, легким стержнем или еще чем-нибудь подобным. Получили единое тело вдвое большего веса. Оно должно падать быстрее (по имеющимся теоретическим представлениям). С другой стороны, наличие ненатянутой бечевки вряд ли может оказать существенное воздействие на время падения. Наконец, также кажется нереалистичным, что падающие на некотором расстоянии друг от друга тела нельзя считать отдельными.

Итак, столкнулись различные знания, и уже почти очевидно, что не существует простой связи веса и времени падения. Теперь можно пойти на башню и проверить, повторить мысленный эксперимент в натуре: взять два одина-

[1]) Существуют и другие варианты словоупотребления, например, вместо оппозиции «опыт — эксперимент» рассматривают противопоставление «наблюдение — эксперимент», считая эксперимент активным, а наблюдение пассивным.

ковых тела, бросать их по отдельности и одновременно, связывая и не связывая.

Мысленный эксперимент сталкивает различные знания, образуя парадоксы. Яркий пример — приведенный ранее мысленный эксперимент А. Эйнштейна с бегом за световой волной. С одной стороны, при переходе к состоянию равномерного прямолинейного движения ничего не должно меняться. С другой — застывшая электромагнитная волна невозможна в нормальных условиях. Электромагнетизм вступает в противоречие с принципом относительности. Нужно разрешение противоречия. Оно и было дано.

Важная деталь: в мысленных экспериментах А. Эйнштейна часто конкретные знания (в этом примере — законы электромагнетизма) сталкивались с более широкими концептуальными — «рамочными» представлениями (здесь — принципом относительности). Критикуя квантовую механику, А. Эйнштейн постоянно сталкивал рамочные представления о физической реальности, сложившиеся в классической физике, с зарождавшейся новой физикой. Новая рамка многим обязана этой работе А. Эйнштейна.

Если в мысленном эксперименте получен парадокс, значит надо что-то менять. Парадокс — еще одно достаточное основание для перестройки (первое, как Вы помните, наличие альтернативной теории, более успешно производящей модели).

Построение модели — демонстрации возможностей может быть метафорически охарактеризовано как обживание возможного мира. Эти модели важны как фон опыта и эксперимента. Они обслуживают построение моделей для объектов реального мира, служа как бы кирпичами в этой стройке. Можно усмотреть и другие функции. Некоторые физики несомненно почтут главным угадывание явления до его эмпирического обнаружения. Именно угадывание на простой схеме, а не предсказание, поскольку пока реального объекта нет, есть только непротиворечивая возможность. Ее надо еще реализовать и простая схема будет руководить этой реализацией, сама обрастая деталями по дороге.

Классификацию мы попытались понять, рассматривая концептуально открытый мир развивающейся физики. Возможен ли иной подход к моделированию? Конечно. Точка зрения математиков — прикладников, например, не будет совпадать с воззрениями физиков, но не обязательно

будет им противоречить. В двух не так давно вышедших книгах известных специалистов сделана попытка систематически исследовать сам процесс применения математики к естествознанию и технике [14, 15].

А вот еще одна область моделирования, порожденная насущной необходимостью. Деятельность человечества стала фактором планетарного масштаба. Уже сейчас действия, предпринимаемые человеком, оказывают сильное воздействие на биосферу и климат. Возникла потребность предсказывать последствия там, где прямое экспериментирование невозможно [74]. Построены модели биосферы и климата, экономики и даже мира в целом [106]. Существуют и менее глобальные модели, например, отдельных морей и городов — региональные модели. Вся эта важная область знания и деятельности называется *имитационным моделированием.* Она объединяется не фундаментальными концепциями, «опрокидываемыми» в объект (как физика), а техникой и даже технологией построения моделей. В биологии и теории эволюции, несомненно, есть пространство для применения имитационного моделирования, например, разыгрывание эволюционных сценариев.

Зачем вообще нужны модели? Из всего множества функций, которые они могут выполнять, выделим сейчас две. Модели служат в процессе исследования заместителями отдельных объектов из нашей практики и являются как бы аккумуляторами знаний об этих объектах. С помощью моделей (особенно — динамических) можно имитировать функционирование и прогнозировать будущие свойства объектов или их свойства в новых, ранее эмпирически не описанных ситуациях. Моделирование служит частичной заменой сбору эмпирического знания, сокращая число необходимых опытов и наблюдений. Оно же является основой эксперимента. Все это можно рассматривать как проявления одной функции: соответствовать отдельному объекту.

С другой стороны, модели выполняют особую смыслообразующую роль в системе научного знания. Это та же функция соответствия объекту, только по-другому развернутая. Смысл образуется в процессах понимания, которые всегда в конечном итоге связаны с внеязыковой деятельностью. Этот аспект «понимания понимания» является дополнительным к рассмотренному в первой главе. Там мы подчеркивали, что в своем итоге понимание предполагает умение обосновывать, объяснять и использовать понятое. Здесь же подчеркивается, что в

процессе понимания необходимо обращение к действительности и внеязыковой деятельности.

Крайним выражением этой точки зрения является доктрина *операционализма*: каждому понятию должны соответствовать процедуры измерения (для количественно выражаемых свойств) или обнаружения, каждому высказыванию должно поставить в соответствие процедуру эмпирической проверки — иначе оно бессмысленно. Эта доктрина в чистом виде нежизнеспособна — ведь такие важные для науки положения, как евклидовость или неевклидовость геометрии мира или принцип относительности, а также первый закон Ньютона (принцип инерции) и многое другое не допускают экспериментальной проверки. На непосредственный суд эксперимента выносятся модели, а заложенные в них основные принципы подлежат обычно не доказательству или опровержению, а «частным определениям» (если пользоваться юридическим языком) об успешности или безуспешности моделирования на их основе. Это хорошо понимал А. Пуанкаре [83].

Доктрина операционализма тем не менее полезна как предельное и карикатурно ясное выражение важной особенности образования смысла — обращения к действительности. Инструментом такого обращения служат модели (их функция — соответствовать отдельным объектам). Поэтому осмысление теоретических положений ведет к моделированию на их основе. Вне этой деятельности смысл представляется обедненным.

Проиллюстрируем то, как необходимо обращаться в ходе понимания к действительности на далеко не физико-математическом примере. У какого животного следы передних лап находятся позади следов задних? В любой аудитории больше половины присутствующих сразу ответят: у зайца. А так ли это? Рассмотрим цепочку заячьих следов: —...— задние лапы — передние лапы — задние — передние — задние — передние —... И перед следами задних лап — следы передних, и после следов задних лап следы передних. Немного подумав, можно сообразить, что у любого четвероногого следы передних лап находятся позади следов задних в таком смысле: в цепочке следов найдется немало следов передних лап, ближайший к которым след спереди оставлен задней лапой. Исключение — те цепочки, где задние лапы ставились в следы передних. А чем же вызван ответ «заяц»? Тем, что у зайца в прыжке лапы перекрещиваются и задние ока-

зываются впереди передних. Как ни странно, вопрос о следах с предполагаемым ответом «заяц» кочует по детским викторинам.

Эффект ложного понимания: фраза вызывает обращение совсем не к той действительности, к которой она формально относится — образ прыгающего зайца заслоняет цепочки следов. Такое двойное наполнение — не редкость. Мы еще не раз столкнемся с «эффектом зайца» в теоретико-эволюционных рассуждениях. Будут, в частности, разобраны фразы: «Естественный отбор действует на фенотипы»,— в следующей главе, а «Естественный отбор — единственный направленный фактор эволюции»,— в главе «Изменчивость».

Последний вопрос о классификации Р. Пайерлса: нельзя ли ее улучшить? Конечно, можно. Она проведена по сложному (составному) основанию — по отношению модели к реальности. Поэтому для понимания потребовалась длительная дешифровка. Теперь мы могли бы отбросить исходную классификацию и на основе выработанного понимания строить новую, более аккуратную. Но стоит ли? Предлагаем остановиться здесь.

Имеет ли проведенный разбор отношение к биологии? Нередко приходится слышать и читать, что физика находится в лучшем положении, чем биология. При этом указывается, что объекты физики проще, менее индивидуальны и это позволяет изучать явления, воспроизводимые с высокой точностью. Тем и объясняют, что в количественном, математическом описании своих объектов и предсказании их свойств физика достигла гораздо большего успеха, чем биология.

Начнем обсуждать эту точку зрения с конца. Неспециалисты часто преувеличивают область применимости в физике точных количественных предсказаний, исходящих из основных принципов. Тут важно уточнить, о какой области идет речь. Если о механике движения недеформируемых или слабо деформируемых твердых тел, то да — тут многое можно сосчитать, возникающие трудности имеют обычно математический характер — модели сами по себе достаточно точны и обозримы. Если идет речь об атоме водорода — то снова да. Но моделирование физических свойств твердых тел и жидкостей, и даже достаточно сложных атомов и молекул невозможно с такой точностью. В масштабах всей физики область точных теоретических предсказаний не очень велика, хотя, конечно, и значительнее, чем в биологии.

Количественный язык и модели используются значительно шире. Почти вся физика (да что там «почти» — вся) пользуется этим языком. Неважно, что мы не можем вычислить удельную электропроводность меди из «основных принципов». Гораздо важнее, что мы можем ее измерить и использовать полученное число далее, в простых моделях типов 3—5.

Хорошая воспроизводимость явлений, повторимость эксперимента — необходимое условие для применения количественного метода. Если же детали не воспроизводимы, система сверхчувствительна к внешним воздействиям (иногда может даже показаться, что ее поведение зависит от настроения экспериментатора, хотя, конечно, наоборот), то может изучаться явление «воспроизводимой невоспроизводимости». Большое достижение физиков — выделение воспроизводимых эффектов из хаоса мелких деталей, которые могут складываться в неповторимую картину. Но это — достижение, к нему надо стремиться. В биологии тоже есть замечательные примеры воспроизводимости, скажем, менделевское расщепление гибридов гороха 3:1 (подробнее об этом см. в главе «Модель Менделя — Иоганнсена»).

Объекты физики не всегда индивидуальны. Электроны, например, даже более чем одинаковы. Они тождественны. Про электроны нельзя сказать: это первый, а это — второй. Но вот кристаллы во многих отношениях индивидуальны. Это хорошо известно ювелирам и физикам.

Если колоть двумя камнями орехи, то при близкой форме, достаточной твердости и приблизительно равной массе эти камни предстанут перед нами как одинаковые. Но если изучать тонкие свойства, то добиться повторимости сложно, а сразу во всех важных деталях часто невозможно. Тут особенное значение приобретает вопрос: а что может меняться не слишком сильно?

И, наконец, о сложности объектов биологии. Сложность, понимаемая как трудность изучения, весьма относительна. Обычно сложен тот вопрос, для решения которого нет подходящих средств. Сложность в этом смысле — отсутствие развитой техники исследования. Решенная проблема часто кажется простой.

Центральный тезис книги, выдвинутый и сразу подвергнутый сомнению в первой главе, используется в двух следующих главах почти без изменения. Он послужит нам средством для построения мира, в котором «все

по Дарвину», и для изготовления моделей — кирпичиков — «отбор по признаку», из которых достраиванием, детализацией и сборкой конструируются основные модели эволюционных процессов.

Мир, в котором «все по Дарвину», — мир Дарвина принципиально открыт. В нем много проблем и незнания. Модели «отбор по признаку», напротив, задаются предельно жестко и определенно. В нашем изложении конструирование открытой, незавершенной действительности дарвинизма [1]) предшествует более формализованным частям затем, чтобы иметь возможность разбирать простые модели на фоне более богатой действительности. С другой стороны, и модели в свою очередь меняют наши представления о целостном мире, давая инструмент для его разборки.

Вновь **подчеркнем центральный тезис: коэффициент размножения в данных условиях — единая мера оптимальности.**

---

[1]) Следует обратить внимание на то, что понимание термина «дарвинизм» может быть различным и наш взгляд на учение Дарвина может не совпадать с представлениями других авторов.

МОДЕЛЬ ДАРВИНА

Дарвинизм—картина мира в биологии. Биосфера и ее генотень. Проблема организма. Триединая среда. Расстояние между генотипами. Иерархичность генотени. Радиус скрещивания и брачные предпочтения у дрозофилы. Динамическое объяснение иерархичности. Проблемы происхождения высших таксонов. Восстановление истории и вымирание динозавров. Сама модель. Что иерархично?

Можно ли построить модель, описывающую «все, как есть»? Такая модель, во-первых, невозможна, а, во-вторых, не нужна. Ее нельзя ни записать, ни исследовать. Но все же мы часто рассуждаем так, как будто это возможно, представляя, например, механическую Вселенную как совокупность взаимодействующих частиц. Мало кого смущает, что полное описание состояния Вселенной, как координат и скоростей частиц, например, просто негде будет записать — грубо говоря, оно должно содержать столько же информации, как вся Вселенная.

Тут приходит на ум давний парадокс: невозможно составить полное описание листа бумаги на нем самом, так как первая же буква, начертанная на листе, изменит его и в свою очередь потребует описания. А еще вспоминается стишок: «У попа была собака...»

Представления о «возможном положении дел», тем не менее, систематически используются. Новые знания мы отправляем в эти возможные миры и там согласуем со старыми (в пределах возможностей).

Существуют различные мнения о том, что является главным вкладом Ч. Дарвина в биологию. Сюда входит объяснение целесообразности, детальная разработка идей об эволюции и естественном отборе и многое другое. Нам кажется, что с работами Ч. Дарвина в биологию пришла новая «картина мира» — и это самое главное. Большая часть фрагментов этой картины была известна и раньше, но как цельная, единая точка зрения на всю биологию она сложилась у Ч. Дарвина.

Идея эволюции в биологию была введена не Ч. Дарвином. До этого построил эволюционную теорию Ж. Ламарк. Генетики не знали ни Ламарк, ни Дарвин. Изменение пород за счет отбора было открыто за тысячелетия до Ч. Дарвина. Центральная идея: в природе дело обстоит так же. Это умозаключение по аналогии связывает эволюционную идею, идею наследственности и опыт селекции. Отсюда возникают динамические модели эволюции как отбора наследуемых вариаций и образуется единая естественно-научная картина. Для заключения о том, что «такое могло бы быть», она не требует дополнительной мифологии, никакого ламаркистского «стремления к совершенству». Все ясно и просто — даже слишком просто. И проблема переносится на детали: в принципе-то так могло быть, но как оно было? Достаточны ли темпы изменчивости? Могла ли она вместе с естественным отбором (т. е. различиями в коэффициентах размножения) обеспечить имевшийся темп эволюции? И так далее.

Научное общественное мнение — одно из самых придирчивых и консервативных. Оно не раз отвергало разумные идеи, если какая-нибудь деталь была недоработана. Сочинения Ламарка считались до Дарвина несерьезной полунаучной фантастикой. Тщательная проработка Ч. Дарвином своих идей, доведение их до построения картины мира живого плюс его репутация вдумчивого натуралиста сильно способствовали тому, что теория была... нет, не признана (она была признана не сразу и не всеми), а принята всерьез, как то, о чем следует думать и говорить. Быстро появились горячие сторонники и не менее горячие противники — теория зажила своей жизнью.

В этой главе мы постараемся описать то, что нам кажется моделью Дарвина — той моделью, которая описывает «все как есть», никогда не будет построена в деталях, но зримо или, чаще, неявно присутствует в рассуждениях об эволюции.

Наибольшую сложность в формализации идей Ч. Дарвина создает отсутствие у него определенной точки зрения на наследование. Одни полагают, что Ч. Дарвин здесь был близок к Ламарку. Да, наследование признаков, приобретенных в силу условий жизни, не отрицалось в работах Ч. Дарвина, а вот значение результатов упражнения вызывало у него сомнение, хотя тоже категорически не отвергалось. Другие приближают его к современной точке зрения. Высказывания Ч. Дарвина, разбросанные по его знаменитой книге [38], убеждают в том, что он не

знал механизмов наследования и хорошо знал, что он этого не знает. Ч. Дарвин придумал свои (неудачные) схемы наследования, но это не означает, что он относился к ним, как к реальности. Скорее, это были пробные ходы в незнаемое.

Невозможно представить себе картину мира в биологии, не учитывающую явление наследования. Даже при поверхностном взгляде становится ясным, что каждое живое существо что-то получает от предков, а какие-то другие свойства зависят больше от условий жизни. Что получено от предков? На этот вопрос даже сейчас можно давать различные ответы. С одной стороны есть гены — те гены, которые изучает генетика. А на сколько поколений простирается в естественных условиях такой негенетический (с точки зрения молекулярной биологии) эффект, как связанное с составом рациона влияние химизма родительского организма на потомство? У насекомых оно может быть сильным и продолжаться несколько поколений. Детальнее мы рассмотрим вопрос о наследовании в соответствующей главе, а пока постараемся сформулировать как можно более гибкую точку зрения. Не будем бояться возможности охватить и неправильные частные случаи. Главное для нас здесь — не упустить правильные, построить разумную рамку.

В первом приближении можно сказать: наследуется программа построения фенотипа и норма его реакции на изменения окружающей среды. Б. М. Медников выдвигает в качестве «первой аксиомы биологии» следующее утверждение: «Все живые организмы должны быть единством фенотипа и программы для его осуществления (генотипа), передающегося по наследству из поколения в поколение» [72, с. 30]

Очень удобно использовать такие формулировки в качестве отправных точек, с тем, чтобы в ходе рассуждения их критиковать и перестраивать. Вероятно, в этом и может состоять роль «аксиомоподобных» построений в биологии. В математике, напротив, аксиомы в рамках одного исследования стоят незыблемо [1]). И только в историческом движении формальные основания математики — определения и аксиомы — критикуются и перестраиваются, как убедительно показал И. Лакатос [59]. Функции аксиом современной математики и «аксиом» биологии различны.

---

[1]) Кроме работ по зависимости выводов от принятой аксиоматики.

Сформулированная «аксиома» может быть уточнена. Мы полагаем, что такое уточнение уместно. Генотипы (программы), строго говоря, не передаются из поколения в поколение. При двуполом размножении в создании генотипа особи участвуют, по крайней мере, два генотипа — отца и матери (а возможен еще, например, перенос генетического материала вирусами). Даже при отсутствии мутаций в согласии с классической генетикой генотип каждой особи создается заново из имеющихся элементов. Продолжая аналогию с программированием, можно сказать, что из поколения в поколение передаются не программы, а подпрограммы, из которых каждый раз заново собираются программы — генотипы.

Итак, генотип — программа, фенотип — результат работы этой программы в данных условиях. Но легко сказать «программа». Значительно сложнее выяснить, как она работает. Для иллюстрации один вопрос: нет ли в ней запрограммированных случайностей? Не будет ли в практически одинаковых условиях значительного разброса фенотипов при одинаковом генотипе? Для одних видов, например, для человека — вроде бы нет. Разброс в фенотипах однояйцовых близнецов значительно меньше внутрирасового, внутрипопуляционного. А, например, для насекомых?

Многие условия среды меняются случайно. Не исключено, что лучшим способом приспособиться к случайной среде может быть преднамеренно случайное изменение фенотипа. Полной ясности в этом вопросе нет. В следующей главе мы проведем исследование простой модели, показывающей, что наличие такого датчика случайных чисел может быть выгодно[1]). Для нас в этой главе генотип — то, что особь «получает от рождения». Дальнейшее уточнение здесь неуместно.

Со временем состав живых существ на планете меняется. Кого-то становится больше, а кого-то меньше, появляются совсем новые разновидности и виды, а некоторые исчезают навсегда. Можно ли не то, чтобы построить, но помыслить как потенциально осуществимую динамическую модель этого процесса? Есть принципиальные препятствия: динамика состава живых существ плохо обособляется от динамики климата и ландшафта, минерального со-

[1]) Первое употребление слова «выгодно». Осторожнее! С его помощью, рассуждая о выгоде для вида, популяции, особи, гена, кусочка ДНК можно так запутать ситуацию, что потом уже ничего нельзя будет понять.

става почвы и количества доступной влаги и т. д. Все это завязано в один узел.

Большинство выделенных и описанных учеными процессов химического и энергетического кругооборота тесно связано с процессами жизни: функционированием и миграцией, размножением и гибелью живых существ. Тут не просто влияние и даже не взаимное влияние, а частичное взаимное включение этих процессов. Корни деревьев достают воду из глубины земли, а листья ее испаряют — это и часть функционирования леса, и часть круговорота воды.

Процессы переноса и преобразования вещества и энергии, тесно связанные с Жизнью, частично протекающие через живые организмы и неотделимые от них, образуют особую оболочку Земли — *биосферу*. Биосфера — явление многоплановое, поэтому полезно выделять в нем различные структуры. В первую очередь — это структура процессов. Процесс жизни и неотделимые от него перенос и превращение вещества и энергии, сопутствующие им геохимические и геофизические преобразования — вот основные биосферные процессы. Очевидно, что они протекают неодинаково в различных местах и в разное время. Можно разделить их на меньшие части так, чтобы каждая из них была более однородна. Части будут взаимодействовать. Эту структуру можно назвать *пространственно-временно́й*.

Биосфера неоднородна и по захваченному ей материалу. Важнейшие подразделения тут — область жизни, которая активно захватывается протекающими процессами, и, с другой стороны, тот материал, который сформирован биосферными процессами, но выпал из активного в них участия: осадочные породы, каменный уголь, нефть,...

Сама область жизни подразделяется на живое (*биота*) и *косное* (не живое). Между ними идет постоянный обмен веществом.

Биосфера как целое обособляется намного лучше, чем биота. На нее воздействуют Космос (в том числе — излучение Солнца) и глубокие недра Земли, недоступные живому. Следует ли учитывать обратное влияние? На космос — конечно, нет. С недрами сложнее. Толщи осадочных пород могут влиять на те процессы, непосредственно в в которых Жизнь не участвует. Тут важно, насколько силен «рикошет» — возвратное действие результатов этого влияния на биосферу. Если рикошет значителен, тогда другой вопрос: как быстро он сказывается? Принимаем гипотезу о разделении времен: время описанного рикошета намного больше характерных времен макроэволю-

ции — времен видообразования. Это позволяет при анализе шагов эволюции заменять взаимодействие глубоких недр с биосферой на одностороннее воздействие.

Состояние биосферы перестраивается со временем. Под воздействием Жизни изменяется атмосфера. Сейчас общепринято, что до возникновения Жизни атмосфера Земли практически не содержала кислорода — иначе не могли бы накапливаться запасы органического вещества, сырья, необходимого для зарождения всего живого (идея Дж. Б. С. Холдейна и А. И. Опарина). Жизнь меняет геологический облик Земли (см. «Биосферу» В. И. Вернадского — поэму о могуществе Жизни [20, с. 7—102]). Это — крупномасштабные изменения, они протекают медленно. Но каждую секунду в биосфере происходит множество событий: кто-то родился, а кто-то умер, кто-то кого-то съел; делятся мириады клеток, животные мигрируют на новые места, вспыхивают и гаснут болезни, различные вещества поглощаются, преобразуются, выделяются и перемещаются живыми существами, испаряется влага и выпадают дожди, — из этих-то подчас мелких и незаметных событий складывается в конечном итоге величественная история биосферы.

Биологическая эволюция — часть этой истории. Но не всякое изменение состояния биосферы, не всякое событие может рассматриваться как эволюционный сдвиг. Биологическая эволюция может рассматриваться как изменение генотипического состава биосферы со всеми вытекающими из него последствиями — изменением числа различных разновидностей, образованием одних видов и вымиранием других и т. д.

Генотипический состав биосферы — множество генотипов живущих в данный момент индивидов. Если бы мы попытались подробно описать отдельно состояние биосферы, а потом столь же подробно — множество всех представленных в ней генотипов, то последнее описание было бы намного короче, но содержало бы заметно меньше параметров. Спешим заметить, что построение таких детальных описаний — мысленное, оно требует такой информированности, что в действительности этого никто не делал и делать не будет.

Если задано множество всех генотипов ныне живущих существ, то восстановить по нему состояние биосферы без специальных предположений невозможно. Множество генотипов — тень биосферы, и как по плоской тени нельзя полностью построить трехмерное пространственное тело,

так и задание множества генотипов не определяет всего состояния биосферы, хотя кое-что существенное по нему восстановить можно.

Продолжим аналогию с тенью. Плоская тень пространственного тела — его проекция на плоскость. «На что» проектируется биосфера при переходе к множеству генотипов? Что это за пространство?

Внимание: появляется важнейший объект — *множество возможных генотипов*, всех без исключения. Если переход от состояния биосферы к множеству представленных в ней генотипов — аналог плоской проекции, то это множество возможностей — аналог той плоскости, на которую отбрасывается тень.

Обозначим множество всех возможных генотипов буквой X (первое и последнее буквенное обозначение в этой главе). Множество X очень велико. Большинство его элементов соответствует несуществующим и никогда не существовавшим генотипам. Мало того, значительная часть точек — генотипов никогда не реализуется в будущем.

Огромность X — не преграда для анализа. Математика имеет опыт работы с такими бесконечностями, что это множество для нее по своей величине ничего особенного не представляет.

Можно задать очень естественный, но трудный вопрос: зачем нужны такие абстрактные объекты, как X? Легко понять, зачем нужно описывать текущее или прошлое состояние биосферы или хотя бы представить себе такое описание выполненным. Можно представить себе процесс получения такого описания и даже грубо провести его в одном из первых приближений. Но как понять множество всех потенциальных возможностей, которое неизвестно откуда и как можно получить; возможностей, большинство из которых никогда не реализовывалось и реализовываться не будет? Это может показаться слишком сложным, заумным и вовсе ненужным.

В свое оправдание приведем пример. Представьте стрельбу по мишени, обычной мишени — серии концентрических колец, маленький кружочек в центре — десятка, далее девятка, восьмерка,... Пули покроют незначительную часть мишени, но выставлять ее надо всю целиком. Нельзя заранее указать куда попадут пули и выставить только эти маленькие кусочки мишени.

Второе оправдание — привычка. Мы привыкли вводить все множество потенциальных возможностей. Этот прием используется в моделировании постоянно. Хотим мы, нап-

ример, описать химическую реакцию горения водорода. Задан начальный состав. Что делать дальше? Представляем себе множество всех мыслимых составов смеси и для каждого такого состава указываем, куда пойдет реакция и с какой скоростью, вернее, придумываем, как это вычислить. И только потом считаем. Система пройдет по одной траектории, заведомо не все составы будут встречаться в ходе реакции. Но какие будут, а какие нет, заранее неясно, нужно начинать с множества всех потенциальных возможностей. В принципе такая же ситуация, как и в стрельбе по мишени. Математики называют область, в которой рассматривается движение, *фазовым пространством* (в начале учебника В. И. Арнольда [6] дан яркий и простой пример того, какие преимущества может принести использование этого понятия).

А с биосферой мы схитрили. Не ввели множества всех возможных ее состояний. Но если вдруг мы начнем изучать динамику биосферы, поставим проблему долгосрочного прогнозирования и будем ее решать — тут множество всех возможных состояний уже понадобится.

Может быть, существуют другие способы изучать динамику. Мы этого не знаем. Далее часто будет встречаться «подмножество X, состоящее из всех генотипов, представленных в данный момент времени в биосфере». Чтобы не повторять столь длинного словосочетания, введем термин: «генотень биосферы в X» или короче *«генотень»*.

Термин «генотень» выбран из-за своей формы. Он придуман специально для этой книжки и нигде ранее не встречался.

Несущественное уточнение: генотень не является, строго говоря, подмножеством X, так как возможны одинаковые генотипы. Для каждого генотипа, присутствующего в генотени, надо указывать его «кратность» — количество в биосфере особей с этим генотипом. Далее об этом отличии генотени от подмножества вспоминать будем только эпизодически.

Эволюция — изменение генотени со временем. Можно сказать, что основная задача теории эволюции — изучение динамики этих изменений, законов, по которым они происходят. Однако, увы, динамика генотени не является самостоятельной, автономной. Зная генотень сегодня, нельзя предсказать, какой она будет завтра, нельзя найти даже вероятности возможных изменений. Для этого нужна дополнительная информация.

Один из парадоксов генетического понимания эволю-

ции — из поля зрения исчезает организм. Генотип при размножении порождает новые генотипы — такое крайне идеализированное представление лежит в основе. Все, кроме генотипов, составляет «условия» размножения и выживания их носителей. В этом смысле вроде бы и все учтено, но остается неудовлетворенность — не выделено отдельного места для классического объекта биологии — организма. «Курица — это всего лишь способ, которым одно яйцо производит другое» — этот афоризм из научного фольклора иллюстрирует ситуацию.

Проблема здесь не в том, что «генетический» взгляд не учитывает чего-нибудь существенного. С точки зрения динамики в нашем возможном мире все в порядке. Генотень далеко не автономна, не обособлена от биосферы. Есть целостная динамика биосферы и тень. Проблема в другом. Если в динамических моделях эволюции нет специального места для организма, как сложного целого, то каким же способом объяснять это целое с помощью эволюции? Как синтезировать физиологию и теорию эволюции? Опять проблема синтеза, и снова разрыв возникает при попытке измерить свойства организмов с помощью успешпости выживания и размножения, связать два уровня описания.

В этот разрыв было брошено много сил. Выдающийся исследователь И. И. Шмальгаузен, много сделавший для выявления этой проблемы и поиска средств ее решения, писал:«Так как именно фенотипы являются носителями жизни и объектами естественного отбора, то ход индивидуального развития не может не иметь значения для эволюции... самое главное — в генетической теории естественного отбора не видно организма как такового с его активной борьбой за свою жизнь» [113, с. 39].

Фенотипы — объекты естественного отбора... иногда еще говорят, что естественный отбор действует на фенотипы. Попробуем понять эту фразу. Какова ее цель? На какой вопрос она отвечает? Эта фраза призвана ликвидировать одну странность: генотип «неживой», его не видно, а результатом отбора называют изменение генетического состава — всю динамику фиксируют на табло генотипов. Результат зафиксирован на каком-то абстрактном табло, а как его связать с живым объектом биологии? Живут же организмы, а не отдельные генотипы. Цель тезиса о воздействии отбора на фенотипы является и его основанием по типу: необходимо связать отбор со свойствами организма, потому что на самом деле связь, очевидно, есть.

В чем состоит естественный отбор? В том, что из-за различного успеха в выживании и размножении одних становится больше, а других — меньше. Кого одних — других? Фенотип подвержен модификациям: сменились условия — и все фенотипы изменились. Что, вчерашние фенотипы отбракованы, а нынешние «отобрались»? Нет. Могло вообще не произойти никакого эволюционного события — все зависит от изменений в генотени. Если она осталась прежней, то никакого отбора не было.

Интересный шаг. Отбор отрывается от генотени и предстает действующим агентом («действует на фенотипы») или вступает в «субъект-объектные» отношения («фенотипы — объекты отбора»). Этому можно найти основания в мысленном образе селекционера, который выбирает и размножает, например, самых длинношерстных овец, а остальных отправляет на шашлык. Аналогичные ситуации возможны и в природе: преимущества имеют выделенные фенотипы, а уклоняющиеся от них гибнут. Генотипический состав при этом может меняться, а может и сохраняться. Все зависит от того, являются ли наследуемыми особенности, значимые для выживания.

Нам кажется, что мысль, которая кроется за «действием отбора на фенотипы», лучше сформулировать так. Носители разных фенотипов имеют неодинаковый успех в выживании и оставлении потомства. Если значимые для выживания различия связаны с наследованием, то преимущества сохраняются у детей и внуков, со временем происходит эволюция генотипического состава. Кого-то становится больше, а кого-то — меньше. Это и есть результат отбора. Не вводя генотени, о результатах естественного отбора вообще сказать нечего: вне наследования их быть не может. А проблема синтеза, предполагающая отыскание места для организма в генетико-эволюционных рассуждениях, остается пока нерешенной. Иногда проявляется склонность к ее мифологическому прикрыванию, как будто от фразы, что фенотипы служат объектом естественного отбора, что-то изменится.

Изменение генотени — исчезновение в ней одних генотипов и возникновение других. Но успех особи в выживании, в оставлении после себя потомства, зависит не только от ее генотипа. Важно также и то, что эта особь из себя в действительности представляет — ее фенотип, а также взаимодействие особи со средой. В генотени же участвуют только генотипы, ни дополнительной информации о фенотипах, ни, тем более, сведений о среде в ней нет.

Каждая особь живет в биосфере, представляя собой маленький, но важный биосферный процесс. Естественно, не все, происходящее в биосфере, одинаково существенно для выживания и размножения особей. С точки зрения этого маленького процесса огромная биосфера сплющивается в более простой и более локальный — привязанный к конкретным местам во времени и пространстве процесс, а мы получаем новую идеализацию «среда».

Понятие «среда» нуждается в дальнейшем подразделении. Существенными характеристиками среды являются физико-географические условия: климат, рельеф местности. Важны гидрологические условия (количество и качество доступной влаги), доступность различных химических элементов и более сложных веществ. Все сказанное (и еще многое) объединяют под названием «*косные элементы среды*», косные — не живые. Надо понимать, что многие косные элементы стали такими, какие они есть, при участии Жизни. Если бы не предки тех сине-зеленых водорослей, которые сейчас портят воду в искусственных морях, то не было бы ни пригодного для нашего дыхания воздуха, ни озонового слоя, защищающего поверхность Земли от жесткого ультрафиолетового излучения. Кроме косных элементов среда содержит много живых существ. Каждый организм взаимодействует с другим. В большинстве взаимодействий участвуют фенотипы, а не непосредственно генотипы.

Итак, если мы хотим предсказать изменения генотени, то нужно описать среду обитания организмов: задать косные элементы местообитания и фенотипы живущих в этом местообитании существ.

Но очевидно, что есть один тип взаимодействий, в котором участвуют и непосредственно генотипы. Это половое размножение и, шире, перенос генетического материала. Потомки данной особи получают генетический материал не только от нее. В случае полового размножения это особенно очевидно. Но это верно даже и для тех разновидностей живых существ, которые размножаются преимущественно бесполым путем. Гены могут переноситься вирусами. Существуют плазмиды — во многом аналогичные вирусам полупаразиты-полусимбионты (а по сути — молекулы ДНК). Устойчивость к антибиотикам у ряда болезнетворных бактерий переносится с помощью плазмид, которые могут не только переходить по наследству при делении, но и передаваться от клетки к клетке. Клетка — носитель плазмиды может заражать ею других.

Совокупность ныне живущих особей, которые могут участвовать в формировании генотипов у потомков данной, образует то, что можно назвать *генетической средой.*

Слова «могут участвовать» здесь надо понимать как наличие реальной возможности с не слишком малой вероятностью. Интересно, что в действительности определение генетической среды зависит от того, сколько поколений потомков учитывается. Чем больше поколений, тем больше индивидов надо включать в генетическую среду. Если учесть достаточно много поколений, то может казаться, что все люди — кровные родственники.

Договоримся брать в определении генетической среды не слишком много поколений (одно — два — три). Сколько именно — вопрос, важный только для решения конкретных задач, которыми мы здесь заниматься не будем.

При обычном половом размножении, пренебрегая другими способами переноса генетического материала, можно отождествить генетическую среду с популяцией, в которую входит данный индивид.

«*Популяция* является совокупностью особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство (территорию или акваторию), внутри которой практически осуществляется та или иная степень панмиксии, нет заметных изоляционных барьеров и которая отделена от средних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью изоляции» [97, с. 29]. Напомним, что *панмиксия* — свободное скрещивание. Неформальный характер этого определения позволяет использовать в нем термин «*вид*», определение которого теми же авторами включает слово «популяция».

При использовании таких неформальных определений всегда возникает необходимость дополнительных пояснений: «существенное значение для определения популяции имеют не особенности скрещиваний внутри популяций и не изоляция отдельных популяций, а характер взаимоотношений между этими явлениями» [99, с. 120].

Все же «генетическая среда индивида» более общее понятие, чем популяция, даже в тех случаях, когда новые генотипы образуются только за счет полового размножения без всех остальных способов переноса генетического материала (а это скорее правило, особенно на сравнительно небольших временах, за которое сменится одно — два поколения). Так, даже и в этих случаях нетрудно указать ситуации, когда поиск генетической среды для

каждой особи не встречает особых затруднений, а вот выделение дискретных единиц — популяций однозначно провести трудно. Пример — растянувшиеся на сотни километров леса. Для каждого вида растений можно указать расстояние между двумя его представителями, на котором вероятностью скрещивания можно пренебречь. Поэтому в большом лесу легко выделить пары, которые реально могут участвовать в создании следующего поколения. А вот разбивка сплошного массива на отдельные популяции может быть проведена лишь условно.

Итак, для каждого организма «условия существования», влияющие на выживание и успех в размножении, определяются как «триединая среда»: косная, живая — фенотипическая и живая — генетическая.

Если быть логически последовательными, то это разделение лучше описывать так. Среда делится на две компоненты: живую и косную. Живая подразделяется далее на фено- и генотипическую. Но с точки зрения, например, процесса изменения генетического состава более последовательно разбиение на генетическую и негенетическую компоненты, с дальнейшим подразделением негенетической на живую и косную. Поэтому оставим триединую среду, как есть.

Иногда отождествляют среду обитания с элементами пространственно-временно́го членения биосферы *биогеоценозами*. Сходство усмотреть можно, но основания выделения среды для организма и для расчленения биосферы разные. Примеры очевидных различий: комары и их личинки принадлежат одной популяции, но разным биогеоценозам (личинки — водным), то же и для стрекоз, а еще перелетные птицы...

Чтобы предсказать, как будет меняться генотень биосферы, необходимо описать среду обитания различных организмов. Меняются организмы, меняется и среда — это тоже надо учитывать. Наконец, понять результаты биологической эволюции, оценить различные приспособления, можно опять же только при рассмотрении организма в среде — по генотени этого сделать нельзя.

Таким образом, для описания хода эволюции надо задать состояние биосферы. Динамика генотени не самостоятельна, не автономна — она тень динамики биосферы. Так нужен ли вообще образ генотени и понятие биологической эволюции? Не будет ли правильнее сказать, что есть только один самостоятельно изменяющийся объект — биосфера в целом, а все остальное — только тени, возни-

кающие при проектировании изменений биосферы на соответствующие пространства (плоскости)?

И да, и нет. Невозможно изучать сколько-нибудь сложный объект, не разделяя его на более простые (с последующим учетом взаимодействия этих «простых», которые в свою очередь довольно сложны). С другой стороны, опасно излишнее увлечение такими определениями эволюции, как данное выше (динамика генотеки) или: «эволюция — это изменение генных частот в природных популяциях». Оно может привести к забвению того факта, что ни изменение генотеки, ни изменение генных частот не являются ни автономными, ни даже сколько-нибудь четко обособленными, а в результате — к потере биологического содержания, его растворению в формальных подробностях.

По этому поводу классик синтетической теории эволюции («сиптетическая» от синтеза теории эволюции и генетики) Э. Майр пишет: «Однажды в зоопарке я бросил еноту кусок сахару. Схватив сахар, животное побежало с ним к миске с водой и начало энергично мыть его до тех пор, пока от него ничего не осталось. Сложную систему не следует разбирать на части до такой степени, чтобы от нее не оставалось ничего существенного» [19, с. 26—27].

Представление о пространстве потенциально возможных генотипов X и о генотеки на нем — необходимая предпосылка моделирования. Но такой формальный язык — не единственный и даже не самый необходимый для всестороннего изучения биологической эволюции. Право же, описывать возникшие в ходе эволюции приспособления легче и приятнее на другом, более содержательном языке.

«Цветковые растения «изобрели» средства привлечения и ориентации насекомого (подачу сигналов на расстоянии путем воздействия на зрение и обоняние) и целый комплекс приспособлений, чтобы заставить насекомое принять позу, при которой пыльца, локализованная (сосредоточенная — примеч. авт.) на должном месте «своего» вида насекомого, попадает на рыльце. После этого в ход должны быть пущены аппараты, заставляющие насекомое прижаться к пылинкам и притом тем участком тела, которым оно только что касалось рыльца.

Настурция локализует пыльцу на нижней стороне груди шмеля. Шмель должен заметить цветок, сесть на посадочную площадку из трех нижних лепестков, привалиться грудью к пыльникам, засунув голову в свод, обра-

зованный сросшимися верхними лепестками и чашелистиками, вытянуть хоботок на полную длину и сосать нектар, наполняющий шпорец цветка. Но стоит шмелю нацелиться и сесть, как лепестки, снабженные тонкими ноготками, разъезжаются в стороны: шмель сам включил в действие аппарат, специально предназначенный для развода его ног. Насекомое вынуждено привалиться нижней стороной груди к пыльникам цветка. Возвышающийся над входом в шпорец узорный свод мешает подойти к цветку с другой стороны, помимо предательской посадочной площадки. Но дотянуться до пыльников еще мало, устройство цветка настурции заставляет шмеля плотно прижаться к пыльникам. Нектар заполняет длинный шпорец настурции ровно настолько, чтобы добраться до него можно было бы только кончиком хоботка, распластавшись на цветке» [13, с. 180—181].

Тем не менее, если мы хотим изучать количественные закономерности эволюции, нужно переходить от качественных описаний к числам и другим математическим объектам. При этом теряется не только обаяние содержательного текста и биологических деталей. Много важной информации остается неформализованной. Правда, формализация не доходит до своих теоретических пределов, а останавливается гораздо раньше ввиду ограниченности возможностей исследователей и нехватки фактического материала. Понятно зачем нижние лепестки настурции снабжены тонкими ноготками и разъезжаются только после приложения определенного усилия. Но если это сцепление станет чуть прочнее и необходимое усилие увеличится на 0,01 грамма (или, наоборот, чуть слабее), то насколько ухудшится опыление? Сколько цветков останутся неопыленными? Как это зависит от других условий? И это только самые простые вопросы.

Не вызывает сомнения, что каждое требуемое число можно получить. Трудно найти все необходимые: их много, а трудоемкость получения каждого велика. Кроме очевидного и неприемлемого для нас выхода — отказа от количественного языка — есть еще два. Во-первых, при создании общей картины можно действовать так, как будто все данные известны, все необходимые параметры найдены, и рассматривать свойства этой картины, не зависящие от точных значений параметров. Во-вторых, можно строить более или менее умозрительные примеры, задаваясь некоторыми значениями параметров. Это будут примеры эволюции существ из особого царства. На Зем-

ле точно таких как они нет и никогда не будет. Важно лишь, что их эволюция протекает (предположительно) по тем же законам, что и для обитателей Земли. Примеры этих матемазавров читатель найдет в следующей главе. Они-то под разными псевдонимами и населяют большинство работ по теории эволюции.

Но пусть нам задана генотень. Какие числа надо получить из описания организмов и среды (как Вы помните, триединой), чтобы предсказать ее изменение? Ответ прост: надо указать вероятности рождения и гибели для всех генотипов.

Широко развито такое направление в моделировании: генетическая среда задается явно, а все остальное — как коэффициенты в формулах для вычисления вероятностей. Оно называется *математической генетикой*. Краткое введение в эту науку дано в книге [86], а более подробное изложение с детальным изучением некоторых видов матемазавров — в [91]. Есть много и других руководств.

Итак, мы ввели множество потенциально возможных генотипов X и генотень биосферы в X — множество всех генотипов ныне живущих существ; сказали, что динамика генотени плохо выделяется из динамики биосферы и обсудили, что такое среда, влияющая на выживание и размножение. Продолжим формальное рассмотрение, введя в X расстояние и превратив его тем самым в *метрическое пространство* — так математики называют множество, между точками которого определено расстояние.

И Ч. Дарвин, и многие другие исследователи широко используют понятие «близкие формы», «ближайшие формы», «малые различия», «небольшие наследственные вариации» и т. д. Попытаемся понять, какие различия следует считать малыми. Основной характеристикой существа с точки зрения теории эволюции является его успех в оставлении после себя потомства[1]), причем не только в первом поколении (дети), но и во втором (внуки) и далее — в достаточно большой последовательности поколений. Кроме существенных характеристик индивида и его среды обитания на число выживших потомков оказывает воздействие масса случайностей. Как всегда в таких случаях есть два набора величин, с помощью которых можно описывать ситуацию. Во-первых, набор вероятностных характеристик: с какой вероятностью при заданной зави-

[1]) Опять же, не просто потомство, но выжившего, дожившего до возраста размножения.

симости состояния среды от времени через n поколений у особи будет m потомков (для всех m, n от 0 и далее). Во-вторых можно задавать менее полный набор величин — средние характеристики: каково будет среднее число потомков особи через n поколений.

Генотипы будем считать близкими, если для них в одинаковых (реалистичных) условиях указанные характеристики близки. Нужно еще добавить: для конечного (и не слишком большого) числа поколений.

Введя расстояние, можно сделать первый, пока еще формальный шаг в ликвидации одной из тех трудностей, что были объявлены в первой главе: живущие — потомки вымерших, но раз у тех есть потомки, значит они не вымерли. Выделим фиксированную окрестность родительского генотипа — не очень большую, но и не слишком малую — так, чтобы потомки в первом поколении с подавляющей вероятностью попадали в нее. Будем определять коэффициент размножения как число попавших в эту окрестность потомков. Выскочивших из нее не учитываем.

Важно помнить о триединой среде (косные элементы+фенотипы живого окружения+генетическая среда). Бывает так, что различные виды практически неразличимы по своим фенотипам (морфологически), но либо вообще неспособны к скрещиванию, либо по каким-либо причинам не скрещиваются в естественных условиях и с этой точки зрения достаточно отстоят друг от друга, чтобы признаваться за разные виды. Мы говорим о так называемых *видах — двойниках.*

«Среди видов — двойников наиболее известен, по-видимому, комплекс малярийных комаров в Европе. Ранее полагали, что малярия в Европе переносится единственным видом малярийного комара анофелес. Изучая распространение и экологию этого комара, исследователи выявили разного рода непонятные отклонения. Было обнаружено, что комары анофелес вполне обычны в некоторых районах Европы, где малярии нет. В одних районах они питаются только на домашних животных, в других предпочитают питаться на человеке. В одних районах они связаны с пресной водой, в других — с солоноватой. Только после того, как Фаллерони обнаружил устойчивые различия яиц комаров, отличающиеся по биологическим признакам, ситуация начала проясняться. В конце концов было показано, что малярийный комар в Европе на самом деле представляет собой группу из шести видов-двойников» [67, с. 34].

«Виды-двойники можно определить как морфологически сходные или идентичные репродуктивно изолированные (размножающиеся раздельно) природные популяции» [там же, с. 33].

Приведенное нами определение близости генотипов в действительности — скорее пояснение. Кроме его возможных логических недостатков (имеющихся во всяком определении, внешне претендующем на операциональность), есть еще очевидная неконструктивность, невозможность использования. Если бы мы хотели применить его на практике, то пришлось бы работать с огромными наборами чисел. В одном наборе их было бы для каждого генотипа не меньше, чем вариантов состояния среды.

Есть простой выход: все равно мы реально не знаем этих чисел, так давайте введем более простой объект — расстояние между генотипами. Пусть конкретное численное значение этого расстояния ничего непосредственно не означает. Важно лишь, что оно мало для близких генотипов и не мало для тех, которые мы не считаем близкими. Конечно, стоило бы конкретизировать, что такое «мало» и «не мало», но делать этого здесь не будем, оставив конкретизацию этих слов как открытый вопрос. Итак, на X введено расстояние.

Попытаемся создать себе зримый образ генотени. Одно время было общеупотребительно наглядное пособие в виде карты с расположенными на ней лампочками от карманного фонарика. Ими обозначались, например, электростанции. Когда включались лампочки, на карте зажигались огоньки и было видно, где сколько электростанций. Можно было бы усовершенствовать такое пособие, подбирая для каждой электростанции лампочку, мощность которой была бы пропорциональна производству энергии. Тогда было бы видно не только, где сколько электростанций, но и сколько в каком районе производится энергии.

Представим себе X как большую карту, а для каждого генотипа из генотени вообразим лампочку, отмечающую его положение на этой карте. Мощность лампочки выберем пропорционально биомассе организма. Что же мы увидели бы, будь это проделано? Карта X заняла бы огромное пространство. Лампочек на ней было бы очень много. Вряд ли удалось бы оглядеть такую карту с близкого расстояния.

Отойдем несколько дальше. Что же мы увидим теперь? Лампочки будут расположены далеко не равномерно. С выбранного расстояния невозможно будет увидеть

одну лампочку, зато будет очевидно, что светящиеся точки разбросаны кучками, довольно плотными группами, между которыми гигантские просторы неиспользованных возможностей.

Такое расположение точек должно, вероятно, напомнить распределение вещества во Вселенной. Частицы собираются в звезды, те — в галактики, далее — скопления галактик и т. д. (но не обязательно до бесконечности).

Никто не видел нашей воображаемой карты, не исследовал специально вопрос о неравномерности расположения генотени в X, но весь опыт биологии вроде бы убеждает в наличии этой неравномерности.

Нет специального зафиксированного термина для описанного вида расположения точек — генотипов из генотени. Наиболее подходящим кажется название «*иерархическое расположение*»: точки складываются в сгустки — группировки первого уровня, те — в группировки второго уровня и т. д.

Подмывает использовать для сгустков первого уровня термин «вид», для второго, третьего и т. д.— названия высших таксонов биологической систематики (род, семейство,...). Но делать этого мы не будем. Что такое сгусток, можно определить формально, по крайней мере в том мире, где мы сейчас находимся (дано X, расстояние в X, генотень и т. д.— все потенциально осуществимое предполагается осуществимым на деле). Что такое вид? На эту тему есть много точек зрения, и нам совсем не хочется, добавляя к ним еще одну, встревать в дискуссию специалистов — биологов. Что же касается сгустков высших порядков, то их совпадение с высшими таксонами совсем не очевидно, хотя сходство отрицать нельзя.

Тем не менее, существующая систематика может рассматриваться как подтверждение иерархичности генотени. Особи одного вида должны, вероятно, отстоять друг от друга меньше, чем от особей другого вида, хотя сам вид в нынешнем понимании может распадаться на несколько сгустков первого порядка. Итак, примем, что виды — сгустки, но не обязательно первого порядка, и не всякий сгусток — таксон.

Другие сгустки, меньше чем вид, могут быть найдены в иерархии внутривидовых единиц. К. М. Завадский [46, с. 219—220] выделяет семь таких единиц.

«1. Полувид... — географическая или экологическая раса, почти достигшая состояния молодого вида.

2. Подвид... — сформированная географическая или экологическая раса.

3. Экотип... — локальная экологическая раса.

4. Местная популяция... — относительно обособленное поселение, устойчиво занимающее определенную территорию и способное к самовоспроизведению; основная единица населения и более или менее отчетливо отграниченный структурный элемент вида.

5. Экоэлемент... — внутрипопуляционная форма, связанная со спаянным, нерасщепляющимся генетическим комплексом и способная выходить из популяции в положение самостоятельно существующего экотипа.

6. Морфо-биологическая группа или изореагент... — группа организмов внутри популяции, имеющая одинаковую или различную наследственную основу, различимая морфологически, имеющая сходный ритм развития (феногруппа) и одинаково реагирующая на условия среды.

7. Биотип... — элементарная единица генетической структуры популяции; группа особей, имеющих почти тождественный генотип и отличающаяся от всех таких же групп хотя бы одной мутацией».

Далее К. М. Завадский подробно комментирует предлагаемую иерархию, обращая особое внимание на установление границ той или иной группировки в действительности [46, с. 220—259]. Тем самым проясняется смысл определения и ему придается операциональный характер — по крайней мере, частично. Обнаружение таких границ может служить аргументом в пользу иерархичности генотени.

Отмеченный факт — иерархичность расположения генотени в X настолько важен, что представляется необходимым, во-первых, надежно его установить, а во-вторых, попытаться объяснить теоретически.

Ссылок на очевидность для установления факта недостаточно: многое, считавшееся очевидным, оказалось впоследствии неверным. Впрочем, вся биология основывается на предполагаемой иерархичности. Представление о такой организации мира живого пока не привело к серьезным противоречиям, и это вселяет надежду, что противоречия не появятся впредь. Поэтому может оказаться разумным сохранять такое представление и далее, а каждый успех, достигнутый с его помощью, считать косвенным доказательством и для него, не ставя при этом отдельной проблемы о существовании иерархичности.

Эту проблему трудно не только решить, ее трудно и однозначно поставить. Поэтому приходится довольствоваться таким обходным маневром. Примем иерархичность как факт, благо это не входит в очевидные противоречия с имеющимся опытом. Будем широко использовать этот факт в наших построениях. Попытаемся дать ему теоретическое объяснение. Если нигде на избранном пути не возникнет существенных препятствий, то не станем особенно задумываться о непосредственной проверке принятой гипотезы.

Почему же проблема иерархичности столь трудна для однозначной постановки и решения? Да потому, что ни X, ни генотень не построены и в полном объеме построены не будут. Они придуманы как важные детали картины мира. Даваемые определения иногда носили вроде бы операциональный характер, использовались наблюдаемые величины, например, число потомков, в определении близости точек из X. Это не должно вводить в заблуждение. Ничего реально конструктивного в этих определениях нет. Они могут служить только идеологическими основаниями для конструирования более реалистичных процедур.

Перечислим, чего не хватает. Нет описания X, с помощью которого можно было бы выделять из него точки. Для этого нужно создать подходящий язык описания точек X. Нужен способ для вычисления расстояния на X. Интересно, что вторая задача может решаться отдельно от первой. Можно задаться целью вычислить расстояние между генотипами двух живых существ, не имея подробного описания самих генотипов. Это в некотором приближении уже сделано *геносистематикой* [4]. Оказывается, можно измерять насколько близки две молекулы ДНК, не имея полного описания их структуры. Для этого плавят двойные спирали, смешивают одинарные цепочки, полученные от разных организмов (или отрезки этих цепочек), охлаждают и смотрят, насколько успешно будут образовываться двойные спирали из кусочков разного происхождения. Этот метод гибридизации и его модификации позволяют как-то измерить близость и порождают некоторое расстояние. Но вычисляется оно не для точек X, а для организмов. Вот еще задача: найти способ описать точку в X, соответствующую данному живому существу.

После этого — гигантская работа по составлению генотени. Невозможно перебрать все живые существа и построить генотень полностью. Нужно изобретать способы

сокращения описания и числа операций. Наконец, после всей этой работы надо будет специальным образом обработать данные, чтобы выяснить, есть иерархичность или ее нет.

Таких непосредственно не проверенных фактов — гипотез много в любой науке. Примеры из истории физики: евклидовость геометрии реального мира, возможность полностью детерминированного описания мироздания. Современную физику трогать не будем.

Теоретическое обсуждение вопроса об иерархичности начнем с его наиболее важного частного случая: почему вообще существуют сгустки, а не более или менее равномерное распределение? Общепризнанные примеры неоднородностей — сгустков дают биологические виды. Поэтому сюда входит вопрос: почему существуют виды?

Задавшись двумя вопросами: «почему существуют виды?» и «каково их значение?» — Э. Майр пишет: «Пожалуй, нет лучшего способа ответить на эти вопросы, чем попытка представить себе мир без видов. Вообразим, например, мир, в котором существуют одни лишь особи, составляющие одно сообщество, внутри которого происходит скрещивание. Каждая особь в той или иной степени отлична от любой другой особи и каждая особь способна скрещиваться с теми особями, которые с ней наиболее схожи. В нашем воображаемом мире каждая особь была бы, так сказать, центром серии концентрических окружностей, образуемых все более отличными от нее особями (вот оно — наше пространство X и расстояние в нем, используемые в рассуждении — примеч. авт.). Партнеры в каждой брачной паре в среднем были бы довольно отличны друг от друга и давали бы в своем потомстве множество генетически разных типов. Предположим теперь, что одна из таких рекомбинаций особенно хорошо приспособлена к одной из доступных ниш[1]). В этой нише она процветает, но, когда придет время спаривания, этот «высший» генотип неизбежно будет разрушен. Механизма, который предотвращал бы такое разрушение наилучших комбинаций генов, не существует и, следовательно, не существует возможности постепенного совершенствования комбинаций генов. Теперь становится понятным значение видов. Репродуктивная изоляция представляет собой защитный механизм вида, который

[1]) «Ниша (экологическая) — совокупность факторов внешней среды, к которым приспособлен данный вид (или иной таксон); внешнее выражение потребностей организма, специфический способ использования среды» [67, с. 422].

препятствует разрушению его хорошо интегрированной системы коадаптированных генов (т. е. системы хорошо приспособленных друг к другу генов — примеч. авт.)» [67, с. 29—30].

Что сказать об этом объяснении? Оно во многом повторяет давние аргументы Ф. Дженкинса против теории Ч. Дарвина: половое размножение должно растворить новые выгодные признаки. Э. Майр «переворачивает» аргумент Ф. Дженкинса: поскольку растворения новых полезных признаков допустить нельзя, должны быть виды и репродуктивная изоляция, это выгодно.

Второй раз «выгодно». Кому? Кто является носителем «решающего правила»: скрещиваться — не скрещиваться? И почему именно он получает выгоду от изоляции?

К вопросу о соотношении различных выгод мы еще не раз вернемся, а пока заметим, что размывающее воздействие полового размножения может быть устранено и без обращения к «выгодности» образования репродуктивно изолированных группировок. Чтобы показать это, воспользуемся уже введенным по сути Э. Майром представлением о «*радиусе скрещивания*».

Предположим, что скрещивание допускается только в том случае, когда расстояние в X между генотипами особей не больше некоторого. Это критическое расстояние и назовем радиусом скрещивания. Если он достаточно мал, то размывающее воздействие полового размножения на «наилучшие комбинации генов» может быть скомпенсировано более успешным выживанием носителей этих «наилучших комбинаций». Предположенный Э. Майром в его рассуждении от противного «мир без видов» для сохранения наилучших комбинаций генов не нуждается в специальном механизме репродуктивной изоляции — все зависит от радиуса скрещивания и того, насколько эти «наилучшие комбинации» действительно являются наилучшими, насколько успех выживания носителя этой комбинации отличается от успеха носителя генотипа, отстоящего от нее на радиус скрещивания (это отличие удобно измерять, например, отношением вероятностей достижения репродуктивного возраста или отношением ожидаемых количеств потомков в одном из первых поколений).

Модель «радиуса скрещивания» относится к пятому («эвристическая модель без количественного подтверждения») или даже шестому («учтем только некоторые особенности») типу. Она заведомо сильнее огрубляет реальность, чем модель свободного пробега в физике газов.

Предпочтения в скрещивании не столь просты, чтобы их можно было описывать одной величиной (радиусом) и, что интереснее, они не постоянны, а зависят от плотности популяции (перенаселение и разреженность), ее фенотипической однородности или неоднородности и других факторов. Приведем один пример, наводящий на размышления, не относящиеся к биологической эволюции.

Хорошо установлено, что у плодовой мушки дрозофилы выбор брачного партнера при ухаживании делает самка (настолько, насколько можно говорить о «делании выбора» дрозофилой). Ставились опыты, заключающиеся в том, что к популяции мушек обычного, дикого типа добавлялось некоторое число фенотипически отличных мутантов. Когда этих мутантов было мало (редкий фенотип) самки оказывали им заметное предпочтение: на одного мутанта самца приходилось почти вдвое больше оплодотворенных самок, чем на обычного. Когда число мутантов увеличили и оно стало примерно равным количеству обычных самцов, ситуация изменилась: теперь обычные самцы получали некоторое преимущество. И, наконец, когда число мутантов более чем втрое превысило количество «своих» диких самцов, шансы мутантов заметно возросли. (Данные Пети, цит. по [67, с. 169]). Интересно, что такого типа эффекты предвидел Дж. Б. С. Холдейн на моделях восьмого типа — демонстрация возможности.

В цитированной книге Э. Майр подробно разбирает различные механизмы репродуктивной изоляции, изучает, как возникают преграды для скрещивания: географические, поведенческие, генетические и др. Но вот интересная особенность — сам Э. Майр отмечает, что эти преграды не обязательно приводят к образованию дискретных единиц — видов: «Краевые популяции широко распространенных видов могут относиться друг к другу как различные виды, даже если они связаны цепью скрещивающихся популяций» [67, с. 26]. Это может быть проиллюстрировано с помощью представления о радиусе скрещивания: далекие точки X, расстояние между которыми больше этого радиуса, могут быть связаны цепью точек, в которой расстояние между ближайшими соседями меньше него.

Другая попытка понять иерархичность генотени опирается на динамику. Попытаемся представить, как меняется генотень со временем. Одни генотипы будут появляться, другие — исчезать; в одних областях X точек будет становиться больше, в других — меньше. И в каждый момент времени найдется такой набор областей, покрывающий

сравнительно небольшую часть X, в которых размножение идет наиболее успешно.

Почему так? Проскакивая важные детали и уточняющие предположения, ответим: потому что непрерывная функция как правило (это «как правило» допускает точное математическое выражение) имеет не более одной точки максимума (в которой она принимает наибольшее значение), и потому, что дети похожи на родителей — генотип потомков в первых поколениях с большой вероятностью лежит в X недалеко от генотипов родителей.

Из этих двух соображений, одного — математического, другого — биологического, можно получить, что даже если искусственно создать более или менее равномерное распределение особей («туманность» в X), то со временем почти все живое будет сосредоточено в небольших сгустках — «звездах», между которыми пустота, точнее, намного более разреженное пространство. «Звезды» образуются там, где размножение и выживание будут в среднем наиболее успешны.

После существенного уточнения формулировки это утверждение становится математической теоремой [35]. Уточнение, увы, требует сужения предположений и отдаляет получаемое утверждение от реальности.

Значительные уклонения генотипов потомков от генотипов родителей, если они имеют место, приведут к переводу вопроса о «сгустках», об иерархичности из разряда качественных в количественные. Разница темпов размножения будет способствовать образованию сгустков, а большая изменчивость генотипов — их расплыванию, поэтому вопрос получает другую формулировку: каков характерный размер сгустка? Если он велик, тогда нет ни сгустков, ни тем более иерархичности.

Еще раз подчеркнем, что «сгусток» и «вид» не равнозначны. В частности, все рассуждения о сгустках переносятся на случай бесполого размножения, для которого применение понятия «вид», определенного через репродуктивную изоляцию, затруднено.

Вопрос о происхождении высших таксонов: родов, семейств, ... — в каждом конкретном случае сложен. Простейшая модель его решения такова: в эти таксоны объединены виды, имевшие общего предка. Чем выше порядок таксона (чем дальше он от вида) — тем древнее этот гипотетический общий предок, тем раньше произошло расхождение родительского вида, распад его на несколько новых. Так ли это?

У нас (да и у большинства) не вызывает сомнения, что высшие таксоны могут возникать таким способом. Но столь же очевидным кажется и то, что этот способ — не единственно возможный. Поэтому для каждого таксона существует проблема: каким способом он возник?

Неизвестно, как произошли цветковые растения. Этой загадкой занимались многие. «Однако и теперь, через без малого 200 лет после «Попытки объяснения метаморфоза растений» Гете и через 100 с лишним лет после «Происхождения видов» Дарвина, сравнительная морфология все еще не дает однозначного решения «проклятой загадки» [57]. Речь идет о разногласиях не в милых сердцу специалиста деталях, мало что говорящих непосвященному. Споры о таких деталях не редкость, но здесь говорится о колоссальных противоречиях между бытующими точками зрения. Одни полагают, что все группы цветковых связаны между собой промежуточными звеньями, другие утверждают, что связи между этими группами неясны, а промежуточные звенья сомнительны. Одни считают, что геологическая летопись не полна и остатки предков цветковых просто не сохранились, например, за счет того, что они обитали в горах. Другие, наоборот, настаивают на достаточной полноте геологической летописи и тоже весьма убедительно.

Нам трудно однозначно выбрать из этой дискуссии непротиворечивую точку зрения — специалисты еще не договорились. Но мы можем попытаться лучше понять принципиальное существо спора, обращаясь к нашей модели — карте с лампочками (к светящейся генотени). Вновь будем говорить о сгустках генотипов, а не о таксонах — видах, родах, семействах, ... Сгустки видны на карте как яркие пятна, таксоны же обычно составляются по ряду признаков строения организмов и их взаимоотношений со средой.

Будем смотреть на нашу карту. Отодвинемся достаточно далеко, чтобы яснее были видны крупномасштабные особенности распределения генотени по X. Будем смотреть долго, миллионы лет (мы вновь попали в мир, где осуществимо все потенциально возможное). Что же мы увидим? Огоньки движутся по карте. Вот яркий сгусток при движении разделился на два, те снова распались, образовалось скопление. Некоторое время составляющие его пятна движутся рядом, потом часть из них угасает. Это — пример дивергентного образования скопления сгустков. Вот неподалеку от яркого сгустка возникла светящаяся точка, которая постепенно наращивает свою яркость.

Это — еще один пример *дивергенции* (расхождения). Он отличается от первого, но все же и здесь можно указать «родительское» сгущение генотипов. А вот на темном месте появилось светящееся пятнышко, начало расти, делиться. Откуда оно возникло? По карте этого не скажешь. Может быть, в результате отдаленного скрещивания или симбиоза? Или это следствие переноса генов вирусами? Мы можем увидеть светящиеся пятна, которые при движении становятся все ближе, как будто притягиваются друг к другу. Это явление называется *конвергенцией*. Но вот нечто необычайно интересное. Как единое целое движется скопление светящихся пятен. Время от времени некоторые пятна покидают его и удаляются в неизвестном направлении. Внутри скопления то и дело гаснут одни пятна и загораются другие, происходят распады и сближения. Да, возможно и такое. Целостность скопления может поддерживаться отдаленной *гибридизацией* и другими способами переноса генетического материала, а также сходством среды обитания.

Остановим движущуюся картину и сразу пропадет понимание того, что здесь происходило. Мы будем видеть только группы сгустков, группы групп и т. д. Представьте, насколько сложна задача восстановления реальной истории по такой мгновенной фотографии, насколько сложно установить, как возникла та или иная большая группа.

На помощь приходит многое: палеонтологический материал, исследования, позволяющие отсечь некоторые возможности (например, изучение отдаленной гибридизации и преград для нее) и многое другое. Так, вытаскивая факт за фактом, деталь за деталью, исследователи надеются узнать, что было на самом деле.

В изучении происхождения высших таксонов есть сложности, возникающие не из-за незнания реальной истории, а вследствие принятых способов рассуждения. Крупные таксоны часто строятся на основе анализа формы, физиологии и других современных признаков, а потом и для этой морфофизиологической группы ищется история. Сторонник современной синтетической теории эволюции может сказать, что «морфофизиологический таксон» (единство формы и физиологии) и «исторический таксон» (единство истории) — разные понятия. Или так: таксон — единство истории, а единство формы и физиологии есть аналогия. Но как конструктивно отличить их друг от друга?

Понимая таксоны только как исторические, Э. Майр категорически заявляет: «В заключение мы можем сказать, что все доступные нам данные указывают на то, что происхождение высших категорий (таксонов — примеч. авт.) есть процесс, представляющий собой не что иное, как экстраполяцию процесса видообразования. Все процессы и явления макроэволюции (эволюции высших таксонов — примеч. авт.) и происхождение высших категорий могут быть прослежены в обратном направлении до внутривидовой изменчивости, несмотря на то, что первые стадии таких процессов обыкновенно очень незначительны» [68, с. 448]. Как легко понять, это «могут быть прослежены» имеет в лучшем случае смысл потенциальной осуществимости: если бы мы имели полный материал, да могли бы в деталях получить ответ на любой интересующий нас вопрос, то... Высказывание же в целом относится, скорее, к «историческим таксонам», а насколько единство формы и физиологии гарантирует единство истории, не вполне ясно, хотя связь, конечно, есть.

Попытки восстановления истории высших таксонов встречают, конечно, не только логические затруднения. Тут есть трудности, общие для всех исторических наук. Угадывание прошлого не проще, чем предсказание будущего, а в некоторых отношениях и сложнее. Будущее еще будет и обязательно появится возможность проверки хоть части предсказаний, а многие следы прошлого потеряны безвозвратно. Даже казалось бы ясный по постановке вопрос о причинах исчезновения динозавров до сих пор не имеет однозначного ответа. Каких только гипотез здесь не высказывалось. Например, М. Вильрафт в 1947 г. предположил, что в период расцвета динозавров Луна была ближе к Земле, приливные волны заливали огромные площади, к которым и приспособились гиганты. Им в полном смысле слова было «море по колено» (ну, если не по колено, то по грудь или по шею). По мнению М. Вильрафта последующее удаление Луны от Земли сузило приливную зону и динозаврам стало негде жить. В новой среде накопленные ранее преимущества были, скорее, недостатками.

Наиболее распространена точка зрения, что важнейшей причиной исчезновения динозавров была смена растительности, повсеместное распространение покрытосеменных растений, у которых больше ядов в тканях [96]. Указывают также на изменение климата.

Иногда утверждают, что динозавры представляли эволюционные тупики, не могли быстро приспосабливаться к изменяющимся условиям и потому вымерли. Можно выдвинуть встречную логически столь же оправданную гипотезу: они настолько хорошо и быстро приспосабливались к имевшимся в то время условиям, что нарушили равновесие, сыграв важную роль в смене растительности, попросту съев все, что можно было съесть. Равноправие этих встречных гипотез должно предостеречь любителей порассуждать о выгодности (опять выгода!) высоких темпов эволюции. От них тоже вымереть недолго.

Л. П. Татаринов [96] отмечает еще одну причину, которая могла подрывать благополучие гигантов: маленькие (сравнительно) млекопитающие съедали яйца и молодняк. Но вот существенно иная гипотеза [84]: вымирание около 63 миллионов лет тому назад многих видов растений и животных объясняется падением на Землю астероида, которое должно было привести, в частности, к сильному запылению атмосферы и резкому изменению климата. Выжили только относительно мелкие животные (подобная катастрофа возможна и в случае ядерной войны). Падение астероида подкрепляется геологическими находками — обнаружен тонкий слой осадков, обогащенный иридием, происхождение которого трудно объяснить другими способами.

С другой стороны, В. Грант подводит мрачное резюме: «Литература изобилует упрощенческими и необоснованными спекуляциями относительно причин вымирания динозавров...» [36, с. 324]. Среди таковых он перечисляет большинство упомянутых гипотез и заканчивает обсуждение так: «А пока эта тайна все еще остается нераскрытой» (с. 325).

Нет золотого ключика, открывающего загадки прошлого, не бывает машины времени. Кропотливый труд исследователей может привести к однозначному решению некоторых загадок, но чаще в результате приходим к сложной системе мнений и гипотез, которые в своей совокупности и отражают наше знание и незнание прошлого.

Формальное выражение механической картины мира — модель, описывающая «все, как есть», представляющая систему уравнений механики для движения всех частиц Вселенной. Конечно, для нее нужен еще логически всеведающий субъект — «мировой разум». Как бы выглядела модель, описывающая «все, как есть» в теории эволюции? Опять же, предполагается логическое всеведение и осуществимость всех непротиворечивых возможностей.

Долг такой модели — предсказывать изменения генотипического состава биосферы (того, что мы называем генотенью). Хотя в предположении всеведения можно было бы «разобрать» биосферу на частицы, предсказать по законам физики изменение ее состояния со временем, а потом вновь «собрать» из физического описания биологическое, такие сверхредукционистские ходы не интересны — в них потеряно все существенное (кроме того факта, что биология не противоречит физике и упомянутая «разборка» потенциально осуществима). Интересная для мысленного эксперимента модель должна оперировать как основными сущностями генотипами, особями, средой обитания и ее элементами, не проводя дальнейшего сведения (а оно возможно — в предположении логического всеведения все непротиворечивое возможно).

Важно определить характер предсказаний. По всей видимости — вероятностный, хотя возможны и упрощения, связанные с большим числом однотипных случайных событий, позволяющие переходить от вероятностных характеристик к средним и описывать их поведение во времени детализированно.

Описание состояния системы в такой модели должно включать следующие элементы: задание распределения генотипов в пространстве X (генотень); описание соответствующих фенотипов (генотип не определяет фенотип автоматически, многое зависит от индивидуальной истории), и, даже более детально, состояний индивидов; задание распределения особей в географическом пространстве; описание состояния среды. Это описание должно быть дополнено правилами вычисления вероятностей рождения и гибели, изменения фенотипов и среды. Такие правила могут быть построены лишь приближенно. Здесь речь не о неточности измерений. Параметры в биологическом моделировании принципиально нельзя считать точно заданными — речь идет об ошибке модели.

Такая модель была бы вовсе необозрима, если бы не существовало ее пространственного и временно́го разбиений: пространственного — на подсистемы (биогеоценозы, ценоячейки и др.), в которых можно выделить внутренние процессы и взаимодействие с окружением и изучать их по отдельности; временно́го — на процессы существенно различного темпа, что тоже позволяет перейти к упрощениям.

Нам трудно выразить, насколько мы не удовлетворены приведенным наброском. Попробуем сказать проще. Поси-

тели различных генотипов по-разному взаимодействуют с окружением, с различной вероятностью рождаются и умирают. В результате — та игра генотени, которую мы и называем биологической эволюцией. Она не автономна и не обособлена, а является тенью динамики биосферы.

Одна из проблем в моделировании эволюции — происхождение иерархичности генотени. Мы уже говорили, что иерархичность — это факт-гипотеза. Никто ее специально не проверял, но все совокупность данных вроде бы подтверждает ее существование.

Как ни странно, в столь ключевом вопросе, как происхождение иерархичности, не достигнуто ни ясности, ни соглашения между учеными (которое иногда заменяет ясное понимание «проклятых проблем»). Мы полагаем [35], что иерархичность может быть получена как математическое следствие того, что потомки похожи на родителей (на языке кинетики — автокаталитичности: подобное производит подобное). Нельзя сказать, чтобы эта точка зрения была особенно оригинальна, ее придерживается немало исследователей. Но вот Э. Майр полагает, что основной вклад в иерархичность вносит репродуктивная изоляция.

Тут могут быть различные аргументы и за и против. С одной стороны, репродуктивная изоляция, нескрещиваемость может быть тривиальным следствием иерархичности: если сгустки генотипов разошлись в X достаточно далеко, то носители генотипов из разных сгустков не будут давать потомства, по крайней мере в естественных условиях. С другой стороны, если есть приспособления, обеспечивающие репродуктивную изоляцию, как только это становится «выгодным», то они должны способствовать образованию сгустков на генотени. Нам кажется, что репродуктивная изоляция этого типа может рассматриваться как дополнительный механизм поддержания иерархичности, но вряд ли является ее универсальной причиной. Так что точка зрения Э. Майра может служить дополнением к первой.

Но есть и другие попытки объяснения. Знаменитый биолог В. Бэтсон (кстати, автор термина «генетика») в конце прошлого века опубликовал книгу «Материалы по изучению изменчивости, специально относящиеся к прерывистости в происхождении видов». В ней он выдвигает в качестве основной проблемы дарвинизма дискретность видов и пытается показать, что ее корни лежат в прерывистом характере изменчивости (как бы мы сказали сейчас, в прерывистости, дискретности мутаций). Н. В. Тимофеев-

Ресовский и Р. Р. Ромпе в своей статье [98] идут по этому пути еще дальше: «Наличие дискретных групп среди живых организмов во всяком случае является своеобразным, грубым и в то же время ярким отражением квантовой природы структуры вещества».

Подходы В. Бэтсона и Н. В. Тимофеева-Ресовского — Р. Р. Ромпе вскрывают одну важную проблему. Ее можно сформулировать так: что иерархично, пространство X или генотень на нем? Хотя мы вроде бы понимаем, что генотень должна быть иерархична для любого X, все же остается вопрос: не является ли наблюдаемая структура отражением иерархичности пространства возможных генотипов?

Поясним это, продолжив аналогию с картой. Естественно, и мы (авторы), и читатель представляли себе X как карту большой страны, напоминающую карту СССР. В этом случае сгустки генотипов — лампочек — проявление их свойств, а не следствие формы X. Но представьте себе карту островного государства. Тогда сгустки лампочек будут соответствовать островам и структура их расположения, скорее, есть свойство X.

В проблеме иерархичности мы выделяли два специфических аспекта. Первый связан с размножением и наследованием, второй — со структурой пространства возможных генотипов. Но есть и третий, менее специфический — возникновение иерархичности во многих известных нам больших системах по мере их усложнения. Этим, возможно, объясняется интерес к проблеме со стороны таких разносторонних ученых, как А. А. Ляпунов. Последний цикл его работ, оставшийся нам как завещание, был посвящен именно ей.

Итак, с чем связана иерархичность? Хотелось бы знать наверняка.

ОТБОР ПО ПРИЗНАКУ

Краб из Плимутской бухты. Цвет бабочки и промышленная революция. Запрограммированные случайности в фенотипе. Легенда о скромном хищнике. Парадокс выгоды. Решающий эксперимент по внедрению. Три типа устойчивости и оптимальность. Смысл «пользы». Альтруизм и динамика меток «свой — чужой». Проблема пола. Таинственные законы корреляции. Модели и реальность.

Дарвиновская теория эволюции исходила во многом из аналогии между процессами, происходящими в природе, и селекцией домашних животных и растений. Селекционер был заменен условиями обитания — от них зависят скорости успешного размножения (эта краткая формулировка, конечно, неполна, так как живые существа меняют среду обитания и сами составляют ее важный элемент). Не так просто заметить связанные с этим явления в природе — они обычно протекают медленно. Но человек все чаще вторгается в окружающую среду. В худшем случае это приводит к исчезновению многих ее обитателей, а иногда — к их заметному изменению. Говорят, что живые существа, видоизменяясь, приспосабливаются к новым условиям.

Термин «приспособление» метафоричен и неточен. Он был бы наиболее уместен в том случае, когда изменения происходили бы целенаправленно и сознательно. В действительности же наиболее важен такой механизм: одним обитателям становится существенно хуже, другим — не настолько (или даже лучше), и эти последние вытесняют прежних жителей, даже если вначале, до изменения в среде, были в меньшинстве. Называя этот процесс отбора приспособлением, мы как бы смешиваем его с другими — индивидуальной *адаптацией* и *модификацией* индивидуального развития. При изменении условий все организмы так или иначе меняются — адаптируются. Это происходит довольно быстро, но в сравнительно узких

пределах. Более широкий диапазон изменений дает модификация индивидуального развития. В новых условиях развитие идет хоть немного, да по-другому. Для проявления таких модификаций требуется уже смена нескольких поколений, хотя бы одного — двух. Эти изменения обычно обратимы и захватывают сразу значительную часть особей. Не вытеснение одних другими за счет изменений в коэффициенте размножения, а просто изменение многих — в этом отличие от эволюции путем отбора наследуемых вариаций. Он действует медленнее всех индивидуальных приспособлений и модификаций, но зато может приводить к «приспособлениям», намного сильнее уклоняющимся от первоначальных свойств.

Указанные «приспособления» поставляют много материала для изучения эволюционных изменений. Один из примеров был описан английским зоологом В. Уэлдоном. Наше изложение следует вступительной статье К. А. Тимирязева к книге Ч. Дарвина [38].

В. Уэлдон изучал мелкого краба, водящегося в Плимутской бухте. Там был построен большой мол, перегораживавший вход в бухту. После этого в фауне бухты обнаружились изменения. В. Уэлдон измерял в числе прочих показателей ширину лобной части головогруди краба (человек, видевший краба, поймет почему говорится «головогрудь», а не отдельно голова и грудь). Он заметил, что ширина эта год от года уменьшается. Связав это с постройкой мола, он предположил, что все дело в мутной воде, и провел опыты в аквариумах с водой разной чистоты. Как и следовало ожидать, в мутной воде смертность крабов была выше, причем широколобые крабы были более чувствительны к чистоте воды.

Итак, постройка мола вызвала замутнение воды, замутнение повысило смертность крабов, но по-разному: для широколобых сильно, для узколобых — послабее. В. Уэлдон пошел дальше и нашел физиологическую причину таких различий — у широколобых крабов хуже обеспечена фильтрация воды от ила и жабры загрязняются сильнее.

На резонный вопрос, почему же, если узколобые крабы. такие «хорошие», они не вытеснили широколобых раньше, можно дать такой ответ: в нормальных условиях широколобые имели какие-то свои преимущества, а катастрофическое для них положение, создавшееся после постройки мола, свело эти преимущества на нет.

А вот следующий вопрос не так прост: откуда взялись узколобые крабы? Если они были до постройки мола,

то почему их не вытеснили окончательно имевшие тогда преимущество широколобые? А если их не было, то как они возникли? Заданный вопрос об изменчивости — один из центральных в теории эволюции. Мы займемся им отдельно, а пока лишь отметим, что можно объяснить возникновение узколобых крабов без привлечения гипотезы о специальном механизме целесообразного реагирования на изменение среды.

Одна из самых знаменитых бабочек — скромная березовая пяденица. Она встречается в учебниках и монографиях намного чаще, чем красавец махаон. Обычная ее окраска — белая с серыми пятнышками. Днем она сидит, раскинув крылья, на стволе дерева, а активна ночью. Днем сидящих бабочек охотно поедают птицы, если, конечно, найдут — стволы обычно покрыты лишайниками, тоже белыми с серыми пятнышками. Не так-то легко обнаружить на этом фоне березовую пяденицу.

Но промышленная революция привела к загрязнению воздуха и гибели лишайников. Стволы потемнели. И вот, около ста лет назад в Англии начали находить другую форму березовой пяденицы с серо-черными крыльями. С годами эта редкая вначале форма становилась все более многочисленной.

Эксперимент показал, что если в загрязненном лесу выпустить одинаковое число светло- и темно-окрашенных бабочек, то птицы будут съедать светлых в два — три раза чаще [94, с. 47]. Результат может показаться заранее очевидным, но, как ни странно, дискуссия о роли защитной окраски у насекомых проходила в свое время настолько бурно, что эксперимент был необходим.

На примере спора о приспособительном значении окраски можно убедиться в том, что количественный язык необходим в биологии. Некоторые ученые отрицали пользу, приносимую защитной окраской ее обладателю, на том основании, что едят и тех и других, и хорошо, и плохо замаскированных. Но никто не утверждал, что защитная окраска гарантирует бессмертие. Важно количественное соотношение.

Проиллюстрируем это простой оценкой. Рассмотрим две разновидности бабочек, одинаковые во всех отношениях, кроме окраски. Будем называть их бабочка А и бабочка Б. Пусть из 100 бабочек А птицы за год съедают 50, из 100 бабочек Б — 49, а вероятности гибели бабочек А и Б от других причин одинаковы. Если в начальный момент числа бабочек А и Б равны, то через год их отношение

(Б/А) будет в среднем 51/50, через два года — $(51/50)^2$, через n лет — $(51/50)^n$.

В школьном курсе мельком встречается замечательное число $e \approx 2{,}718$. Оно определяется как предел при n, стремящемся к бесконечности, выражения $\left(1+\frac{1}{n}\right)^n$ При $n=50$ это выражение очень близко к e, поэтому через 50 лет отношение численностей наших бабочек (Б/А) будет

$$\left(\frac{51}{50}\right)^{50} = \left(1+\frac{1}{50}\right)^{50} \approx e.$$

Мы видим, что даже столь ничтожное, казалось бы, отличие (здесь 1/50) может за обозримое время 50 поколений привести к заметным последствиям, изменению отношения численностей почти в три раза, а через сто лет — в $e^2 \approx 7{,}3$ раза и далее в геометрической прогрессии: каждые пятьдесят лет — в e раз.

Полезный способ оценки: если относительное преимущество в коэффициенте размножения около $1/n$, то *через n поколений* отношение численностей изменится примерно в e раз. Подчеркнем, что это простая оценка, в реальности сплетается много различных причин успешного выживания и воспроизводства.

Повторим для березовой пяденицы тот же вопрос, что и для крабов: откуда взялась темная форма? Почему она вытесняет светлую, понятно, но как же объяснить ее появление? А если она в малых количествах была и раньше, то как же она выжила на светлых стволах?

Приведенные в начале главы примеры приспособления к изменившимся условиям допускают в первом приближении такое описание. Особи (крабы, бабочки) отличаются по какому-то одному признаку (ширине головогруди, окраске). Эти различия передаются по наследству. Успех в выживании и оставлении потомства зависит от них. Выразив эту зависимость количественно, можно предсказать, как будет меняться соотношение между численностями носителей различных вариантов признака.

Такая модель — резкое упрощение изложенной в предыдущей главе. Рассматривается не биосфера, а одна популяция или, в крайнем случае, небольшое число взаимодействующих популяций. Пространство X — совокупность возможных вариантов (значений) признака. Обычно X или конечно, или (для непрерывных признаков) представляет собой отрезок прямой. Отличия по другим при-

знакам предполагаются несущественными. Для полового размножения надо еще указать вероятности скрещивания носителей разных вариантов признака и расщепление признака и потомства (описать генетику признака). В первом приближении, однако, эффекты полового размножения часто не учитывают. Мы тоже так поступили при оценке роли покровительственной окраски.

По отношению к реальности такие модели стоят заведомо не выше пятого типа (эвристическая модель без количественного подтверждения). Их достоинство — простота анализа. Иногда они все же хорошо согласуются с реальностью и, тем самым, переходят в четвертый тип («опустим для ясности некоторые детали»).

Не станем приписывать существ, эволюцию которых мы будем изучать, к какому-нибудь биологическому виду. Отнесем их к царству матемазавров, хотя некоторые интересные черты реальности их эволюция все же моделирует.

Первая модель предназначена для понимания преднамеренных случайностей в фенотипе как приспособления к случайной среде. Она откровенно относится к восьмому типу — демонстрация возможности.

Рассмотрим организм, который может находиться только в двух существенно различающихся состояниях — защищенном и незащищенном. Пусть состояния среды тоже могут быть только двух разных типов — агрессивного и нормального. Предположим также, что по прошествии некоторого фиксированного отрезка времени (примем его за единицу измерения) состояние среды случайно меняется. Пусть (упрощать — так упрощать) новое состояние никак не зависит от предыдущего, вероятность появления нормального состояния — p, а агрессивного — $q=1-p$.

Замечание для читателя, не знающего, что такое вероятность: сказанное означает, что из большой последовательности случаев обычно в p-й части появится нормальное состояние, а в q-й — агрессивное; если $p=q=1/2$, то это можно понять так: каждый раз бросается монетка, орел — нормальное состояние, решка — агрессивное. Всегда $0\leqslant p\leqslant 1$, $0\leqslant q\leqslant 1$. Есть много элементарных руководств по теории вероятностей. Из них рекомендуем книжку [33].

Опишем взаимоотношения организма со средой. Если незащищенный организм попадает в агрессивную среду, то он погибает. Если защищенный организм попадает в агрессивную среду, то он переживает это без всякого ущерба, но не размножается. Если незащищенный организм попадает в нормальную среду, то он размножается и за еди-

лицу времени вместо одного такого организма получаем n. Если защищенный организм попадает в нормальную среду, то он переходит в незащищенное состояние и размножается, однако смена состояния требует ресурсов и времени, поэтому в результате размножения из одного организма за выделенный период времени получаем m, $m<n$. Все организмы рождаются незащищенными. Обратным влиянием организмов на среду пренебрегаем. Описанные взаимоотношения организма и среды могут быть наглядно представлены таблицей.

Среда	Организм	
	незащищенный	защищенный
агрессивная	0	1
нормальная	n	m

Пусть организмы отличаются друг от друга по одному наследуемому признаку. Он состоит в наличии «датчика случайных чисел»: по окончании единичного времени, в течение которого среда была нормальной, перед случайной сменой состояния организм с вероятностью x переходит в защищенное состояние, а с вероятностью $y=1-x$ остается в незащищенном. Число x — наследуемый признак. Изучается отбор по этому признаку.

Нужно еще добавить, что в период нормального состояния среды действуют факторы смертности, не зависящие от состояния организма. Они не меняют соотношения численностей организмов, отличающихся по указанному признаку, но поддерживают полную численность в некоторых пределах. Поскольку нас будет интересовать именно соотношение численностей носителей различных значений x, эти факторы явно в рассмотрение вводить не будем.

Пусть нам уже задана свершившаяся история — последовательность состояний среды за довольно большое время. Пусть в этой последовательности «все, как положено» — p-я часть состояний нормальна, q-я агрессивна; за нормальным состоянием в p-й части случаев следует нормальное, а в q-й — агрессивное. Такие последовательности наиболее вероятны. Здесь выражение «в p-й части» надо понимать с добавлением «достаточно точно». Отметим, что в случайных последовательностях могут появ-

ляться очень длинные конечные отрезки, где все далеко не «как положено», например, 100 решек подряд при бросании монеты. Однако, чем длиннее последовательности решек, тем меньше вероятность такого уклонения. Пусть для определенности первое состояние — нормальное. Примем еще, что особей очень много, так что вместо вероятностей можно говорить о частотах, долях.

Будем сравнивать между собой несколько различных значений x. Пусть к концу первого периода имелось $N(x)$ особей, для которых x — вероятность перейти в защищенное состояние (значение признака). Сколько их будет к концу ближайшего периода с нормальным состоянием среды? Если этот ближайший период — следующий, то получим такую картину: $xN(x)$ особей перейдет в защищенное состояние, $(1-x)N(x)$ останется в незащищенном: первые дадут к концу следующего периода $mxN(x)$ потомков, вторые — $n(1-x)N(x)$, а всего $[mx+n(1-x)]N(x)$. Если же между первым периодом и ближайшим к нему с нормальным состоянием среды будут периоды с агрессивным состоянием (неважно, один или несколько), то число потомков к концу этого ближайшего периода будет другим: $xN(x)$ особей перейдут в защищенное состояние, остальные погибнут, и в итоге получим $mxN(x)$ потомков.

Пусть в рассматриваемой последовательности есть $M+1$ нормальное состояние среды. Выясним, сколько особей со значением признака x будет к концу последнего такого состояния. Для этого нужно pM раз умножить $N(x)$ на $[mx+n(1-x)]$ и qM раз — на mx. Итак, получаем, что к концу последнего нормального состояния число тех особей, для которых вероятность перехода в защищенное состояние x, будет равно

$$[mx + n(1-x)]^{pM}(mx)^{qM}N(x) = \\ = [(n-(n-m)x)^p(mx)^q]^M N(x).$$

Таким образом, оказывается, что число носителей значения признака x изменяется примерно в геометрической прогрессии со знаменателем $(n-(n-m)x)^p \times (mx)^q$.

Учет факторов смертности, не зависящих от x, приведет к тому, что в геометрической прогрессии будет меняться не число носителей значения x, а их отношение для двух разных x. Все равно, со временем в указанных предположениях сохраняются только носители того значения x, для которого знаменатель максимален. Найдем это значение. Нуль производной знаменателя по x отыскивается мгновенно: $x=qn/(n-m)$ (упражнение!).

Но x по смыслу не может быть больше 1. Поэтому после дополнительной проверки получаем ответ для точки максимума знаменателя:

$$\text{если } \frac{qn}{n-m} \leqslant 1, \quad \text{то} \quad x = \frac{qn}{n-m};$$

$$\text{если } \frac{qn}{n-m} \geqslant 1, \quad \text{то} \quad x = 1.$$

Итак, в случайной среде особи со встроенным «датчиком случайных чисел» могут получать преимущества в темпе успешного размножения и, тем самым, вытеснять всех остальных.

С другой стороны, не всегда случайность среды автоматически приводит к полезности случайного изменения фенотипа. В приведенной простейшей модели, если $qn \geqslant n-m$, то выгодно всем особям переходить в защищенную форму. Напомним, что q — вероятность появления агрессивного состояния среды, n — число потомков незащищенной особи в нормальной среде, m — число потомков защищенной особи в нормальной среде. Оптимальное значение x растет при увеличении q (вероятности агрессивного состояния среды), m (числа потомков, даваемого защищенной особью после попадания в нормальную среду) и убывает с ростом n (числа потомков незащищенной особи в нормальной среде), $n > m$. Если бы выполнялось обратное неравенство $m > n$, тогда было бы выгодно всем и всегда переходить в защищенное состояние. (Снова «выгода»! Трудно избежать этого слова, но здесь смысл кажется ясным.)

Итак, модель восьмого типа. На ней, однако, можно продемонстрировать ходы, характерные для рассматриваемого класса моделей «отбор по признаку». 1. Каждому значению наследуемого признака сопоставляется геометрическая прогрессия роста. Знаменатель этой прогрессии — «*мальтузианский параметр*» зависит от среды и значения признака. Он считается мерой оптимальности по принципу: у кого он больше, тот всех вытеснит. 2. Среда рассматривается как нечто внешнее и заданное, не зависящее от организмов. Никакой экологии. 3. Никакой генетики. Носители различных значений признака рассматриваются так, как будто они размножаются раздельно, не скрещиваясь. (Это важное следствие первого упрощения.)

Частичным основанием для 1, 2 может служить представление о разделении факторов. Рассматривается отношение численности организмов, несущих значение признака x через шаг времени, к исходной их численности.

Предполагается, что это отношение с достаточной точностью можно представить произведением:

$$\frac{N'(x)}{N(x)} = k(x, s)\, q(\ldots).$$

Здесь $N(x)$ — начальное значение численности, $N'(x)$ — численность посителей x через шаг времени, s — состояние среды, k зависит только от значения признака x и от состояния среды, q зависит от чего угодно (в частности — от всех численностей) с одним ограничением: во все отношения N'/N (при всех значениях x) при данных состоянии среды и распределении численностей должно войти только одно число q : q не зависит от x.

Числа k (x, s) участвуют в модели, числа q — в обосновании (для очистки совести). С их помощью можно вроде бы учесть много факторов, зависящих от состояния среды и всех численностей $N(x)$, но не влияющих на отбор. Не влияющих, так как они для всех x одинаковы и при сравнении численностей для разных значений признака x и y получим

$$\frac{N'(x)}{N'(y)} = \frac{k(x, s)}{k(y, s)};$$

число q сократилось. Поэтому доля носителей признака будет определяться исключительно числами k.

Экология может частично учитываться с помощью q. Таким образом, экологии не то, чтобы нет. Предполагается, что отбор и экология «разделились». Подчеркнем, что под экологией мы подразумеваем не просто зависимость организма от среды — такая зависимость явно входит в мальтузианский параметр k, а их взаимную зависимость.

Подробный разговор о генетике ждет нас впереди.

Теперь — одно формальное упрощение, которое было спрятано в наших рассуждениях. Оно не относится по своему существу к эволюционной тематике, но сыграло и играет большую роль в статистической физике. Поэтому скажем несколько фраз о нем.

Рассматривая существование в случайной среде, мы выбрали последовательность состояний с наиболее вероятными характеристиками. Исходными были те же соображения, что и при бросании монеты: наиболее вероятно, что орлов и решек будет поровну — в среднем-то их поровну. Итак: переход от среднего к наиболее вероятному. Разбиралось существование организмов и отбор для последовательностей с выбранными характеристиками. Отсюда был получен вывод: в среднем наиболее успешно размножают-

ся и выживают носители такого-то значения признака. Рассуждения «в среднем» требуют, однако, совсем другого. Для каждого x нужно рассмотреть все возможные последовательности агрессивных и нормальных состояний среды данной длины r найти, сколько в среднем особей придется на одну начальную после такой последовательности. Результаты потом надо усреднить по всем последовательностям: взять найденные величины, умножить на вероятности последовательностей и сложить. Результат получится другой. В приведенном примере его нетрудно точно вычислить, однако ответ будет более громоздким.

Итак, два приема упрощения: среднее значение заменяется наиболее вероятным и среднее значение функции заменяется функцией от среднего значения. Эти приемы могут давать заметные ошибки, но в качестве первого приближения бывают полезны. Совсем простым аналогом может служить известное несовпадение в общем случае средней скорости со средним арифметическим скоростей на отрезках пути.

Насколько часто генетически запрограммированные случайности встречаются в природе? Существуют различные мнения. Так, Ф. Н. Семевский и С. М. Семенов полагают [90], что распространенное явление — диапауза (задержка развития у части особей) — во многом связано с этим эффектом.

Примеры диапаузы: у растений одновременно созревшие семена могут прорастать не все сразу, а со сдвигом на год и более; у некоторых насекомых, проходящих различные фразы развития, часть особей задерживается в отдельных фазах. Это может рассматриваться как приспособление к случайностям в изменении среды со временем. Каким будет следующий год заранее неизвестно, поэтому может быть выгодно (ведет к увеличению коэффициента размножения) по-разному распределить свое потомство, чтобы оно развивалось несинхронно.

Кроме гипотетической случайности запрограммированной, внутренней, существует много случайностей внешних. Условия различны не только в разное время, но и в разных местах, неравномерно расселение многих видов и многое другое. Все это тоже может менять сроки развития. Поэтому дискуссия об основных причинах диапаузы закончится не скоро.

Не раз и не два приходилось нам слышать и читать истории о скромных хищниках. Суть их сводится к тому, что хищник пытается ограничить свое потребление, пред-

почитает питаться больными особями, не трогает беременных самок и молодняк жертв, может закусывать собственными детьми и т. п. И все это для того, чтобы, не дай бог, не подорвать популяцию жертвы — ведь в этом случае целиком погибнет и популяция хищника. На первый взгляд правдоподобно: умеренность выгодна, а неумеренность пагубна. Но понятие «выгода» сильно связано с человеческим попиманием этого слова, с умением предвидеть дальние последствия поступков. (Человек, кстати, по отношению к природе часто ведет себя далеко не как скромный хищник, а намного менее выгодным образом).

Проведем мыслепный эксперимент. Представим себе территорию, где скромно охотятся скромные хищники. Вдруг появляется «суперхищник», который не ограничивает охоту, интенсивно размножается, в общем — увеличивает на первых порах свой коэффициент размножения. Скромпый хищник отстает в размножении, доля суперхищника увеличивается, поэтому можно сказать, что стратегия суперхищничества выгодна. Однако со временем, вытеснив окончательно скромных хищников и основательно расплодившись, суперхищник может уничтожить всех жертв и вымереть сам. А это невыгодно.

Итак, одно и то же поведение может быть и выгодно и невыгодно: свободное использование представлений о выгоде приводит к парадоксам.

Существуют различия между проявившимися в мысленном эксперименте выгодами скромного хищничества и суперхищничества. Суперхищник легко внедряется и вытесняет скромного хищника. Последний может длительно процветать (если не будет внедряться суперхищник). Увы, выгоды суперхищничества сказываются быстрее его недостатков: сначала внедряется, вытесняет скромного, а лишь потом гибнет. Ведущая к процветанию выгода скромности не защищена от внедрения.

Три важных свойства, совершенно различных по динамическим последствиям, склеились в рассмотренной ситуации под одним именем «выгода».

1. Устойчивое существование в отсутствие внедрения каких-либо разновидностей. Этим свойством обладает скромный хищник.

2. Устойчивость к внедрению новых разновидностей. Ей скромный хищник не обладает.

3. Способность внедряться, присущая суперхищнику.

Не сказано, обладает ли суперхищник первыми двумя свойствами, а скромный хищник — третьим. Это не

случайно — сможет ли суперхищник устойчиво существовать, зависит от других персонажей — жертв. Если сможет, тогда имеет смысл говорить для него об устойчивости к внедрению, а без этого нельзя: о каком внедрении к суперхищнику может идти речь, когда не обеспечено его длительное существование? Если он все же обладает первым свойством, тогда наверняка будет устойчив к внедрению скромного хищника, а тот, соответственно, будет неспособен внедряться.

Чтобы длительно существовать в данных условиях, нужно обладать первыми двумя свойствами, а чтобы в них возникнуть — еще и третьим.

Первое свойство часто называют *внутренней устойчивостью,* второе — *внешней.* Но что устойчиво? Странный вроде бы вопрос. Ведь сказано: хищники одной разновидности, живущие в одном месте, короче — популяция хищников. Мы представляли себе такую ситуацию: есть хищники и жертвы, численность которых зависит в первую очередь от охоты хищников, все остальное — условия, которые ни от чего не зависят. Это слишком грубое приближение, и целесообразно перейти к единицам другого уровня.

В предыдущей главе не раз говорилось, что динамика мира живого не может считаться автономной и даже хорошо обособляемой (с выделением воздействий на нее). Лучше выделяются из окружения биосфера и биосферные единицы — биогеоценозы. Используем результаты проведенного мысленного эксперимента для определения трех типов *устойчивости биогеоценозов.*

Внутренняя устойчивость. Рассматривается идеализированная ситуация, когда нет никакого притока живых существ в рассматриваемый биогеоценоз извне и новые разновидности («вариации») не появляются также и внутри биогеоценоза. «Номенклатура» живых существ предполагается тем самым фиксированной. Возмутим слегка состояние биогеоценоза, изменив численности входящих в него живых существ или воздействуя на косные элементы. В ответ на такое возмущение будет получен динамический отклик — состояние биогеоценоза будет както меняться и далее. Пусть оно все же будет оставаться вблизи начального (невозмущенного) при всех достаточно малых возмущениях. Скажем тогда, что биогеоценоз в этом состоянии обладает внутренней устойчивостью.

Внешняя устойчивость. Всякий биогеоценоз существует на некотором фоне иммиграции — притока живых

существ извне — и внутренней изменчивости. Новые живые существа появляются в малых количествах и либо внедряются, размножаясь до заметной численности, либо не могут внедриться — тогда их численность определяется темпами иммиграции или изменчивости. Если никакая разновидность живых существ из фона не может внедриться и тем самым изменить состояние биогеоценоза, то скажем, что он обладает внешней устойчивостью.

Обсуждать внешнюю устойчивость биогеоценоза имеет смысл только тогда, когда он обладает внутренней. Иначе он просто не просуществует достаточно долго для осуществления экспериментов по внедрению и изменится сам по себе.

В определении внутренней устойчивости присутствует такая идеализация: биогеоценоз, очищенный от всех процессов изменчивости и иммиграции. Для определения внешней устойчивости добавлена еще одна идеализация: фон изменчивости и иммиграции, представленный своей номенклатурой. Каждому биогеоценозу сопоставляются эти два идеализированных объекта, а внешняя устойчивость определяется как особое отношение между ними.

Предлагается процедура проверки внешней устойчивости, имеющая вполне операциональную форму: следует проводить *эксперименты по внедрению* организмов из фона в биогеоценоз, освобожденный от наследственной изменчивости и иммиграции. Фон представлен номенклатурой, которая может быть как дискретной (список наименований), так и непрерывной (шкалы непрерывных признаков). Положение в номенклатуре предполагается наследуемым — дети относятся примерно в ту же клеточку (точку), что и родители. Эксперимент по внедрению состоит в том, что берется группа особей, принадлежащих одной клеточке (точке) из номенклатуры фона и помещается в биогеоценоз (освобожденный от процессов изменчивости и иммиграции). Умножит она свою численность и заметно повлияет на биогеоценоз — нет устойчивости. Вымрет, не увеличивая заметно своей численности, — надо брать другую группу и т. д. Не размножится ни одна — есть устойчивость.

Число особей во внедряемых группах должно быть достаточным для размножения, но все же *малым* [1]) — так,

---

[1]) Именно благодаря этой малости можно пренебрегать *взаимным* влиянием нескольких внедряемых групп и рассматривать их внедрение только по одной.

чтобы на первых порах они мало меняли состояние биогеоценоза и обратным влиянием (рикошетом) этих изменений на выживание и размножение внедренной группы можно было бы поначалу пренебречь. Пусть это выполнено, тогда размножение внедренной группы будет сначала происходить в геометрической прогрессии. Это позволяет количественно сформулировать условие внешней устойчивости.

Если знаменатель прогрессии — среднее число выживших потомков на одного предка за поколение (коэффициент размножения, он же — мальтузианский параметр) — больше единицы, то происходит нарастание численности внедренной группы. Рост может остановиться только тогда, когда воздействие размножившейся группы на биогеоценоз станет велико и состояние его изменится настолько, что обратное влияние (рикошет) будет существенным. В этом случае внешней устойчивости нет. Если знаменатель прогрессии меньше единицы, то внедренная группа просто вымирает, не оказав заметного воздействия. Получив такой результат для всех возможных групп, взятых из фона (и не представленных в биогеоценозе), можно сказать, что внешняя устойчивость есть.

Любому внутренне устойчивому состоянию биогеоценоза соответствует функция на номенклатуре изменчивости, сопоставляющая каждой ее клеточке (точке) коэффициент размножения соответствующей малой группы, внедренной в биогеоценоз. Удобно включить в номенклатуру изменчивости клеточки (точки) для тех живых существ, которые представлены в биогеоценозе. Этим клеточкам (точкам) соответствует единичный коэффициент размножения — ведь соответствующие живые существа длительно присутствуют в биогеоценозе (с исключенной иммиграцией и изменчивостью), не вымирая и не устремляя свою численность к бесконечности. Как уже говорилось при изучении внешней устойчивости предполагается, что биогеоценоз внутренне устойчив.

Условия внешней устойчивости можно формулировать в форме *принципа оптимальности*. Обозначим X множество клеточек (точек) номенклатуры изменчивости, маленькими x будем обозначать его точки, $f(x)$ коэффициент размножения для данного x. Состояние биогеоценоза предполагается заданным.

Необходимое условие внешней устойчивости: для всех x из X выполнено неравенство $f(x) \leqslant 1$ (именно меньше или равно: где-то меньше, а где-то равно; в частности,

равно для тех x, которые соответствуют живым существам, представленным в биогеоценозе).

Достаточное условие внешней устойчивости: для всех x из X выполнено неравенство $f(x) \leqslant 1$; равенство $f(x) = 1$ имеет место *только* для тех x, которые соответствуют живым существам, представленным в биогеоценозе.

Типичная ситуация «отбора по признаку»: те же геометрические прогрессии, простой мальтузианский параметр — коэффициент размножения и другое, только X может быть устроено сложнее. В первой главе мы говорили о необходимо возникающей нелинейности, как о проблеме. Здесь удалось её обойти за счет специально сконструированной ситуации — эксперимента по внедрению малых групп.

Принцип оптимальности — принцип максимума коэффициента размножения. В устойчивом биогеоценозе представлены только те живые существа, для которых коэффициент размножения достигает максимального значения, а это значение — единица. Это — не простой принцип оптимальности. Само состояние биогеоценоза определяет коэффициенты размножения для внедряемых групп. От тех живых существ, что в нем присутствуют, зависит функция, точки максимума которой соответствуют этим живым существам. И еще: не простая оптимальность, а совместная, стоит заменить какую-нибудь разновидность живых существ, и оптимальность других нарушится. Для описания этого эффекта придуман специальный термин — *сооптимальность*.

Образ великого экспериментатора — Природы, постоянно проводящего эксперименты по внедрению и отбрасывающего все неустойчивое, очень убедителен. Англоязычная шутка: GOD — Generator of Diversity (бог расшифровывается по буквам как генератор разнообразия) [71, с. 58]. Существуют даже попытки включить внешнюю устойчивость в определение биогеоценоза [90]. Это рискованно.

Возможна такая ситуация. Складывается биогеоценоз. Входящие в него живые существа изменяют среду своего обитания и создают благоприятные условия для внедрения других. Те в свою очередь меняют среду и создают условия для внедрения третьих и т. д. Этот процесс может стремиться к неподвижному состоянию (оно называется *терминальным* или *климаксным*), а может и безостановочно продолжаться. Тогда точки максимума коэффициента размножения $f(x)$ безостановочно переме-

щаются по множеству X. Темп перемещения пропорционален интенсивности иммиграции и изменчивости. Обнаружив этот эффект на моделях в 1978 году, мы назвали его *эффектом дрейфа*. В. А. Охонин получил уравнения, описывающие дрейф в расположении малой изменчивости (см. [35]). Не существует принципиального запрета на такое перемещение. Более того, с малой скоростью оно, скорее всего, происходит весьма часто. А в этом случае нет внешней устойчивости состояний. Возможен выход — исследовать устойчивость не состояний, а траекторий. Переход для математической теории устойчивости стандартный, но это ответвление может завести нас слишком далеко.

Строго говоря, рассмотрение траекторий, а не стационарных состояний необходимо всегда: сезонные колебания, изменения погоды и др. приводят к очевидной нестационарности. Выход известен — *усреднение по времени*. Тогда принцип максимума коэффициента размножения заменяется на принцип максимума среднего (по прошлому, например) коэффициента размножения.

Устойчивая реализуемость. Существует два пути определения этой устойчивости. Оба опираются на одну идею: заменить живые существа в биоценозе на близкие из фона и посмотреть, вернется ли он к прежнему составу — произойдут ли обратные замены. Заместители берутся из фона примерно в тех же количествах, в каких существовали исходные существа. Кроме возвращения к исходному составу важно также, чтобы уклонения «по дороге» были не слишком велики. Фон изменчивости и иммиграции присутствует теперь не только в виде номенклатуры, но и непосредственно поставляет материал для перестройки. Процессы иммиграции и изменчивость вновь включены в реальном времени.

Первый путь основывается сразу на представлении о «близких формах». На множестве клеточек и точек номенклатуры изменчивости и иммиграции вводится *мера близости*, например, расстояние. Эксперимент по проверке устойчивости состоит в том, что всех особей биогеоценоза заменяют на близких, как бы одним махом переводя из одних клеточек (точек) в другие.

Второй путь исходит из представления о той же по сути замене, но как о результате «естественного» процесса. Пусть несколько изменились внешние условия и некоторые варианты организмов из фона внедрились в биогеоценоз, а часть ранее присутствовавших ушла в фон.

Восстановим условия и последим за изменениями системы: восстановится прежнее состояние, будут ли сильны уклонения по дороге к нему?

Если в рассматриваемых случаях возврат к прежнему состоянию всегда происходит и уклонения по дороге не слишком велики, то имеет место *устойчивая реализуемость*.

Основанием для введения устойчивой реализуемости служит представление о том, что биогеоценозы не являются «райскими садами», сотворенными из ничего. Напротив, они получены из других, живые существа постепенно замещались. Существование и устойчивость процессов замещения, ведущих в данных условиях к рассматриваемому состоянию биогеоценоза — вот сущность понятия «устойчивая реализуемость».

Часто приходится слышать, читать и писать о том, что теория эволюции объясняет целесообразность живых существ. Да, она дает возможность говорить о целях и выгодах там, где действуют естественные процессы. Важное основание для этого — возникающие принципы оптимальности, в первую очередь тот, который был сформулирован в условии внешней устойчивости. Он опирается на рассмотрение эксперимента по внедрению. Чтобы попасть в летопись живых существ, нужно внедриться. Чтобы существовать достаточно долго, нужно быть защищенным от внедрения конкурентов.

Идея устойчивости к внедрению имеет близкие аналогии в физике: «Слово «неустойчивый» применяется в термодинамике не совсем в таком смысле, как в механике. Предположим, что у нас есть пересыщенный раствор. Кристаллизация в нем может вообще не начаться, вещество может быть устойчивым в пределах некоторых изменений состояния. Однако раствор начинает быстро кристаллизоваться при введении в него крошечного кристалла, т. е. раствор может оказаться неустойчивым по отношению к внедрению в него кристаллической фазы. Точно так же перегретая вода может быть устойчивой к разнообразным процессам, но не по отпошению к внедрению в нее пузырька пара» (Дж. В. Гиббс [30, с. 551].

Теория эволюции не только разрешает рассуждать о целях и выгодах. Она еще задает особую рамку для этих рассуждений. Важный элемент этой рамки — эксперимент по внедрению. Нельзя просто разговаривать о целях и выгодах, не обращаясь к динамическим моделям, не рассматривая мысленно различные ситуации впедре-

пия и существования. Три типа устойчивости — три смысла пользы, и все три должны присутствовать с детальным указанием на то, какой смысл имеется ввиду в каждом конкретном рассуждении. Иначе начинается движение не в смыслах, а в словах — бессмысленное движение.

Говорят, например, о пользе летальных (смертельных) мутаций для вида. Дескать, они регулируют его численность. Да появись конкурент без таких мутаций, он бы вытеснил в два счета это регулирующееся леталями чудо-юдо!

А легенда о скромном хищнике? Что защищает его от внедрения суперхищника? Простейший ответ: ничего. Скромность, скорее всего, не стратегия, а отражение физических возможностей.

Хищники и жертвы эволюционируют вместе. Каждый заяц «мечтал» бы быть «суперзайцем», легко убежать от всех хищников, ничем не болеть. Если бы такой суперзаяц вдруг возник, то ничто бы не помешало его внедрению. Он бы уничтожил ту растительность, которую мог бы съесть и либо вымер бы, либо влачил бы жалкое существование вблизи небольших возобновляемых запасов растений. Каждый волк мечтал бы быть суперволком, увы, с подобными же последствиями после осуществления «мечты». Нет запретов, делающих возникновение суперволков и суперзайцев невозможным. Кто помогает хищнику не стать «супер»? Жертва. А жертве — хищник. Так они вместе и эволюционируют. Кто забежит слишком вперед, тот скорее всего погибнет и, возможно, утащит за собой другого.

Распространена точка зрения: организмы должны непрерывно совершенствоваться, эволюционировать: кто отстал — тот погиб. Ее иногда называют *«гипотезой Черной королевы»* (вспомните «Алису в Зазеркалье»: там Черная королева объясняла Алисе, что оставаться на месте можно только тогда, когда быстро идешь). Однако и тот, кто «забежал вперед», тоже может погибнуть быстрее, уничтожив отставшую живую часть своей среды обитания.

Оставим эти метафорические разговоры про «вперед — назад» в эволюции и вернемся к скромному хищнику. Не был ли нами нарушен закон презумпции осмысленности, когда мы отбросили идею о скромном хищничестве? Она не соответствует нашей модели? Но мы и не пытались придумать модель для оправдания «скромно-

сти». Нарушена заявленная в первой главе цепочка понимания: обосновывать, объяснять, применять, а потом уже критиковать.

Поступим так. Зафиксируем описанный эксперимент по внедрению как первый и главный способ проверки на выгодность — невыгодность, целесообразность — нецелесообразность — решающий эксперимент. С другой стороны, не будем считать его выводы окончательными и попробуем представить себе, где полученные результаты могут быть неверны.

Попытаемся дополнить модель. Она проста, но получена не упрощением — мы не имели исходной подробной модели. Но теперь, накладывая модель на реальность, можно пытаться выделить главные моменты несовпадения, главные с точки зрения возможного объяснения скромности. Нам бросаются в глаза три таких момента. Рассматривался один биогеоценоз, одна популяция. В действительности вид существует как система связанных популяций — это первое. Эксперимент по внедрению рассматривался как искусственная ситуация: внедрили группу и смотрим, внедрили другую — и смотрим, а можно характеризовать процесс изменчивости и иммиграции его интенсивностью — это второе. Мы предполагали, что хищники относятся друг к другу безразлично и обращали главное внимание на отношения «хищник — жертва». А многие высшие хищники вступают между собой в территориальные взаимоотношения, образуют тесные группы (стаи, кланы...) со сложной иерархической структурой и т. п. (третье).

Используем первые два замечания для конструирования модели, в которой скромный хищник существует в сети слабо связанных популяций и это существование устойчиво по отношению к редкому внедрению суперхищников в отдельные популяции.

Пусть весь ареал (область) обитания вида разбит на далеко отстоящие друг от друга небольшие местообитания, в которых живут популяции скромных хищников. Предположим, что есть ряд характерных времен, отделенных друг от друга отношением «много больше». Самое большое из них — время появления мутанта — суперхищника. Обозначим его T_1. Следующее — время переноса генетического материала между популяциями T_2. Время T_2 много меньше, чем T_1, поэтому будем предполагать появление суперхищников в двух популяциях на отрезке времени T_2 невероятным. Третье время T_3 требуется возник-

шему в отдельной популяции суперхищнику на то, чтобы вытеснить скромного хищника, подорвать популяцию жертвы и самому вымереть. Предполагается, что T_3 много меньше, чем T_2. Это позволяет пренебречь вероятностью переноса суперхищника в другую популяцию — каждый раз он будет вынужден возникать заново. Еще одно предположение: популяция жертвы восстанавливается после разрушений за время порядка T_2. Итак, $T_1 \gg T_2 \gg T_3$ (запись $\gg$ означает «много больше»).

В указанных предположениях скромный хищник может существовать очень долго. Временами в отдельных популяциях будет возникать суперхищник, уничтожать их, вымирать, потом эти популяции будут вновь заселяться скромными хищниками.

Внимание! Здесь снова присутствуют эксперимент по внедрению и внешняя устойчивость, только в модифицированном виде. Учтена пространственная структура и приняты гипотезы о пространственно-временных особенностях процесса внедрения — он предполагается состоящим из редких и локализованных событий. «Искусственное» экспериментирование заменено «естественным» процессом. Для экспериментирования достаточно было номенклатуры фона, для естественного процесса появляются пространственно-временные характеристики.

Один из немногих внушающих доверие примеров скромного хищничества приводит М. М. Камшилов [51, с. 163—164]. Некоторые морские звезды прекращают питание на один — два месяца, дожидаясь, пока разовьются личинки их жертв. Масса жертв за время перерыва увеличивается в 500 раз и более. Небольшое количество «нескромных» хищников могло бы, питаясь личинками, очень быстро (практически за один сезон) подорвать популяцию жертвы, заодно погибнуть и утащить с собой популяцию скромных хищников. Время T_3 здесь очень мало. А это главное: неравенство $T_1 \gg T_2$ весьма правдоподобно и без дополнительных предположений (исключение — изолированные острова в океане, перенос генетического материала между которыми для многих видов практически не идет и потому изменчивость опережает этот процесс).

Увы, модель со слабо связанными популяциями не решает в общем случае вопроса о возможности существования скромного хищника без учета такого взаимодействия животных, которое пресекало бы суперхищничество. Модель со слабо связанными популяциями играет на том, что возможны только крайние варианты: скромный хищник и

суперхищник. Стоит допустить между ними непрерывный (или хотя бы очень плотный) ряд переходных стратегий, как сразу и в приведенной ситуации окажется, что со временем будет происходить сдвиг от скромного хищничества к суперхищничеству, все популяции будут поставлены на грань вымирания, а потом и вымрут. Поясним это. Пусть все хищники ведут себя «скромно» и есть некоторый запас возможностей слегка увеличить потребление. Тогда слегка «нескромные» хищники, увеличивая свое потребление, выиграют за счет остальных и со временем их потомство составит большинство популяции, хотя сама популяция, быть может, уменьшится. Поэтому для убедительности предпринятой попытки объяснения скромности надо, чтобы уже малый сдвиг в сторону нескромности приводил к быстрому вымиранию и, с другой стороны, давал бы очень мало выгод. Именно так обстоит дело в приведенном примере с морскими звездами.

Можно и дальше усложнять модели, делая их все более искусственными или, наоборот, приближаясь к реальности, но мы не будем этим заниматься. Кажется ясным, что за редким исключением скромный хищник не может существовать, если между хищниками нет достаточно сложной системы взаимоотношений, препятствующей внедрению суперхищника. Мы уделяем так много места «проблеме скромности» не потому, что она очень важна, это не так, а по причине исключительной важности проблем, на которые она нас выводит. Вот и сейчас, заговорив о системе взаимоотношений, поддерживающих скромность, мы подошли к проблеме *альтруизма*.

Когда возникает вопрос о механизмах взаимодействия, поддерживающих такое поведение особей, которое им невыгодно с точки зрения каких-нибудь представлений о выгоде, это всегда в той или иной степени вопрос об альтруизме. В философской энциклопедии [107] дается такое определение: «альтруизм (франц. altruisme, от лат. alter — другой) — этич. принцип, заключающийся в бескорыстной заботе о «благе ближнего»; противопоставляется эгоизму. Термин «А» введен О. Контом».

Говорить об этических принципах у животных не представляется особенно осмысленным. Но можно ли не назвать самоотверженным поведение птицы, уводящей хищника от гнезда? Как оценить предупреждающие крики, которыми подвергшаяся нападению особь оповещает об опасности окружающих, но подвергает тем самым себя большему риску?

Такой «альтруизм» в мире животных вызывает удивление на фоне сложившихся представлений об определяющей роли «инстинкта самосохранения». Если попытаться проанализировать историю этих представлений, то, скорее всего, окажется, что они возникли под влиянием чисто человеческих воззрений на самоценность отдельной личности. Но если верить теории отбора, то важна не особь, а широко понимаемая репродуктивная способность — способность давать в достаточных количествах жизнеспособное и реально выживающее потомство, причем не только в одном поколении, а в их длинной последовательности.

Договоримся называть альтруизмом в биологии то, что кажется таковым на основании чисто человеческих представлений. Такой альтруизм распадается на несколько различных по своим причинам явлений.

Кажущийся альтруизм — поведение, которое воспринимается так в силу незнания особенностей данного вида, а при детальном рассмотрении оказывается примитивно выгодным для особи. «Весьма привлекательным для ряда исследователей оказался тезис об исключительном «альтруизме» рабочих муравьев, самоотверженно и без всякого вознаграждения денно и нощно пекущихся о товарищах по гнезду и даже чужих яйцах, личинках, куколках...

«Альтруизм» рабочих муравьев также не выдерживает критики. Все формы ухода муравьев друг за другом и за молодью базируются на обязательной взаимопомощи или вознаграждении. Кормя личинку, муравей получает от нее капельку насыщенной ферментами пищи» [49, с. 21—22].

Таким образом, альтруизм рабочего муравья оказывается эгоизмом особи. Но тут происходит интересный поворот: согласно теории отбора в особом объяснении нуждается не тот «альтруизм», благодаря которому гены, принадлежащие особи, успешно размножаются, а как раз эгоизм особи. Муха, отложившая яйца, резко уменьшает свое стремление к самосохранению, и это понятно.

Эгоизм рабочего муравья может быть осмыслен с точки зрения отбора как инструмент для реализации «альтруистических» действий, способствующих успешному размножению его генов. Тут же надо сказать, что этот инструмент иногда подводит — достаточно появиться в муравейнике жучкам-ламехузам, выделяющим особо привлекательные для муравьев вещества, как личинки и куколки забрасываются и все начинают ухаживать за ламехузами.

Второй вид альтруизма — *генетический эгоизм*. Помогая родственникам, особь способствует размножению и выжи-

ванию носителей собственной генетической информации. Классический пример — защита потомства. «Одной из лучших иллюстраций альтруизма такого же типа служит поведение вирусоподобной самовоспроизводящейся частицы, называемой *плазмидой*, которая паразитирует в бактериальных клетках. Время от времени одна из плазмид вырабатывает токсин, убивающий бактерию-хозяина и, вероятно, саму плазмиду. Когда клетка-хозяин гибнет, токсин высвобождается, но убивает только тех из находящихся поблизости бактерий, которые не содержат плазмид. Бактериальные клетки, содержащие плазмиды, не повреждаются, потому что каждая плазмида вырабатывает кроме того, иммунопротеин, предохраняющий ее от действия токсина других плазмид. Таким образом, убивая бактерий — конкурентов, ген-самоубийца, продуцирующий токсин, способствует выживанию тех бактерий, которые содержат его генетические копии. Справедливость подобного истолкования подтверждается тем, что плазмиды обычно вырабатывают токсин при перенаселенности и конкуренции в культуре бактерий» [119, с. 199—200]. Разобранный «эгоизм» муравья служит его генетическому эгоизму.

Следующая разновидность альтруизма основана на взаимности: я жертвую чем-то, помогая тебе, твердо рассчитывая на такое же твое поведение по отношению ко мне или моим родственникам. Этот *альтруизм* так и называют *взаимным*, или, не переводя на русский язык, *реципрокным*.

«Три случая взаимного альтруизма, приведенные Трайверсом (Р. Л. Трайверс — автор концепции взаимного альтруизма — примеч. авт.), — это симбиоз, связанный с чисткой, предупреждающие крики птиц и взаимный альтруизм[1]) человека. Выработка альтруистического поведения на основе реципрокного альтруизма требует жесткой системы отбора против «обманщиков» — особей, которые извлекают пользу из действий других, но в ответ при сходных обстоятельствах таких же действий не совершают» [45, с. 340].

Дж. Мейнард Смит [119] приводит более убедительные примеры взаимопомощи у павианов, подтверждающие концепцию взаимного альтруизма. Павианы явно обращаются

[1]) Альтруизм человека — сложное явление, в котором взаимодействуют биологическое и социальное [8], [18], [125]. Упрощенно-биологическое толкование явлений культуры вряд ли может привести к серьезному прогрессу в их понимании, а внедрившись в массовую культуру, способно принести вред.

друг к другу за помощью, причем не к кому попало, а избирательно. Там же Дж. Мейнард Смит отмечает: «Недостаток состоит в том, что в этой ситуации, по-видимому, нет возможности гарантировать себя от обмана. Что мешает самцу А принять помощь, а затем, когда настанет его черед, не оказать ее? Возможное объяснение состоит в том, что стереотипы поведения у павианов складывались в процессе эволюции определенным образом, так что животные оказывают помощь только тем особям, которые в свою очередь помогают им. В этом случае обман был бы невыгодным. Конечно, в основе этой гипотезы лежит предположение, что особи способны узнавать других особей и помнить об их поведении в прошлом, однако наличие у павианов подобных способностей вполне допустимо» [119, с. 205—206].

Конечно, «альтруизм», основанный на отношениях «ты — мне, я — тебе» и индивидуальном узнавании, не кажется невероятным у таких высокоразвитых животных, как павианы. Но вряд ли он широко распространен по всему миру живого. Представляется более вероятным, что организмы отличают «своих» (по отношению к которым проявляется альтруизм) от «чужих» по каким-то отдельным опознавательным признакам — *меткам*.

Замечательным примером метки является гнездовой запах (запах семьи) у муравьев. На основании этого запаха муравьи делят особей одного с ними вида на своих и чужих: по отношению к своим — взаимопомощь, к чужим — агрессивное поведение. Могут возникать даже затяжные войны, приводящие к гибели многих муравьев. Запах гнезда не является генетически предопределенной особенностью. Более того, индивидуальность может быть утрачена. Когда в семью северного лесного муравья, насчитывающую примерно 15 000 особей, трижды с интервалом в день вводили по тысяче особей из других муравейников этого вида, агрессивность по отношению к новичкам каждый раз снижалась и третья их партия была принята относительно спокойно. «Предыдущие массовые введения новых качеств настолько расшатали монолитность небольшой муравьиной семьи, что она оказалась не в состоянии отличать чужих от своих» [49, с. 76].

Образовывая отводок от материнского гнезда, муравьи тратят немало сил на сохранение родственных отношений. Родство меток — запахов поддерживается непрерывным обменом особями. Почкованием создаются колонии муравейников. Но не только почкованием! Чужие муравейники

могут «породниться», наладив обмен особями. Это уже не взаимный альтруизм «ты — мне, я — тебе», основанный на индивидуальном узнавании, и не генетический эгоизм — своими друг другу становятся первоначально не родственные муравейники.

Но и это еще не все. Колонии могут объединяться в федерации. И снова путем обмена особями создается родство запахов. В книге А. А. Захарова [49] указывается, что федерация — не просто большая колония. Колонии сохраняют свою целостность и после объединения. Важна иерархическая структура: муравейники объединены в колонии, колонии — в федерации.

Встречаются не только объединения, но и распады. Муравейник может отделиться от своей колонии и довольно быстро потерять родство меток — запахов. Поддержание родства требует специальных затрат, а его разрушение при отсутствии обменов происходит автоматически.

Все эти процессы плохо укладываются в схему взаимного альтруизма, хотя отдаленно ее и напоминают. Наличие особых меток, динамичность системы взаимоотношений позволяют говорить еще об одном типе *альтруизма — коалиционном.*

Мало кто не знает простейшей карточной игры в «дурачка». Если играют трое «каждый за себя», то при одинаковом навыке доля проигрышей каждого игрока будет в среднем равна 1/3. Но если двое договариваются подыгрывать друг другу, то третий почти все время будет в дурачках. Такое взаимовыгодное объединение в теории игр называется *коалицией.*

Стандартная задача теории игр с коалициями, решение которой излагается во многих учебниках, состоит в следующем. Пусть в некоторой стране несколько промышленных компаний получили предложение заключить выгодный контракт на заданную сумму. Вопрос в том, как разделить эту сумму между участниками. Дополнительная сложность: некоторые участники, если раздел их не удовлетворит, могут объединиться в коалицию и заключить контракт на стороне. Пусть для каждой мыслимой коалиции указана сумма контракта, который она может заключить. Спрашивается, возможен ли такой раздел, чтобы образование коалиций не было бы выгодно, т. е. никакая группа не получила бы в результате заключения контракта на стороне большей суммы. Другой, более сложный и не всегда имеющий единственное решение вопрос: если такого раздела не существует и каждая участвующая в игре компания

стремится максимизировать получаемую сумму, то каковы будут образовавшиеся коалиции?

В теории отбора: выигрыш — число потомков за много поколений, коалиция — сообщество с взаимно альтруистическим (в той или иной степени) поведением. Спрашивается, каковы будут коалиции и как они будут меняться со временем?

Вопрос далеко не простой, но допускающий четкую формализацию. В каждом конкретном случае нужна дополнительная информация о возможной природе меток, по которым члены коалиции могут отличать своих от чужих. Проще всего тот частный случай, который обсуждался при рассмотрении взаимного альтруизма: члены коалиции знают друг друга «в лицо» и признают кого-либо своим только при том условии, что он выполняет «условия коалиции» — ведет себя достаточно альтруистически. Но гнездовой запах муравьев дает пример другой метки, именно метки, условного знака.

В связи с использованием меток может возникнуть вопрос: почему в коалицию не внедряются «эгоисты», несущие ту же метку? Они же получают двойную выгоду: к ним будут относиться альтруистически, а сами они ничем жертвовать не будут.

Что же, резонно предположить, что при наличии изменчивости, рождающей хорошо замаскированных эгоистов достаточно часто, вид не способен к образованию устойчивых коалиций. Оставим в стороне вопрос о том, будет ли он вытеснен другим видом, подверженным такой изменчивости в меньшей степени. Этот вопрос заведет нас в дебри дискуссии о групповом отборе, для которого основными отбираемыми единицами служат надорганизменные системы. Приведем только простую модель восьмого типа — демонстрацию того, как возможно сосуществование эгоистов и альтруистов в нестационарном режиме.

Петля альтруизма — так мы назвали эту модель. Представим себе альтруистическую коалицию, занимающую некоторое местообитание. Все особи коалиции несут метку, позволяющую им отличить своих — членов коалиции — от чужих. По отношению к своим проявляется альтруизм, к чужим — эгоизм. Пусть такая стратегия обеспечивает наилучшее выживание потомства в последовательности поколений при условии одинакового поведения всех особей коалиции.

При длительном существовании начинается «загнивание» альтруизма, появляются хорошо замаскированные

эгоисты — носители той же метки. Начиная с некоторого порога их численности альтруистическое поведение по отношению к носителям метки становится невыгодным — ведет к вымиранию. Альтруисты либо вымирают, либо меняют стратегию на эгоистическую. Через некоторое время может возникнуть небольшая локальная альтруистическая коалиция — носительница другой метки. Такое объединение дает его участникам преимущество в размножении и они вытесняют эгоистических особей (либо частично инкорпорируют — включают в свою коалицию). Такой процесс можно сравнить с распространением пожара. Далее — снова «загнивание». И так далее...

Сложно сказать, насколько часто петля альтруизма встречается в действительности. Но, без сомнения, динамика коалиций — один из важных факторов эволюции.

В изучении поведения всех живых существ традиционно используется немало терминов, первоначально возникших для описания сознательных действий человека: альтруизм, эгоизм,... «Как всегда, эти рассуждения не означают, что животные сознательно подсчитывают преимущества альтруистического поведения. Просто особи, ведущие себя определенным образом, оставляют в среднем больше потомков, и это приводит к распространению генов, обусловливающих такое поведение» [45, с. 340].

Построить теорию культуры на основании биологических законов невозможно, но поиск аналогий полезен, если не слишком увлекаться и не придавать им чрезмерно глубокого смысла. Особенно легко найти интересные аналогии для динамики коалиций и их меток — ведь само понятие «коалиция» пришло из науки, изучающей некоторые особенности человеческой деятельности — из математической экономики. Мы не можем удержаться от соблазна привести несколько классических цитат.

«Великие силы Поднебесного мира, долго будучи разобщенными, стремятся соединиться и после продолжительного соединения опять распадаются — так говорят в народе». Этой фразой, которую легко истолковать, как указание на динамику коалиций, начинается классический эпос Ло Гуань-чжуна «Троецарствие», созданный в XIV веке.

Если понимать основную мысль следующего отрывка из работы И. В. Киреевского как необходимость рождения этноса сразу вместе с «меткой», выделяющей «своих», то мы с этим согласны, но трудно согласиться с тем, что такая метка обязательно должна быть религиозно-мифологической.

«Мифы не могут быть изобретены, ибо тогда является вопрос: *кто изобрел их*? Кто-нибудь *один* не мог их выдумать, ибо мифология так срастается с народом, что почитать ее изобретенною то же, что выводить язык народа из чьего-либо сочинения. И как бы мог изобретатель передать свои понятия народу и заставить его верить, что его вымыслы суть настоящие боги? Легче даже предположить, что мифология есть изобретение целого народа, но такое поэтическое состояние трудно объяснить исторически. Впрочем, это предположение встречало себе противоречия в самом понятии о народе. Ибо что же такое народ и что делает собрание людей народом? *Не совместное бытие многих отдельных людей составляет народ, но общность сознания, выражающаяся наружно в языке, а внутренно в общности одного взгляда на порядок вещей и мира, единомыслие, из которого происходят нравы и обычаи.* Эта общность взгляда на порядок и первоустройство вещей есть не что иное, как религия, которая у древних народов является в образе мифологии. Поэтому несообразно думать, чтобы мифология примкнула после к народу, уже существующему, когда народ уже не может возникнуть без общего взгляда на первоустройство мира, без мифологии. Итак, если мифология не может возникнуть в народе уже существующем, то она необходимо должна возникнуть вместе с самим народом, и, следовательно, она есть не что иное, как *тот участок всеобщего сознания, с которым народ вышел из первобытного единства человечества, чтобы существовать как какой-то определенный и от всех отдельный народ. Мифология народа есть то наследство, которое он получает из прежнего единства и с которым он отделяется от общности человечества*» [54, с. 243—244].

Замечательный пример, напоминающий «петлю альтруизма», приводит Ф. Энгельс: «Ислам — это религия, приспособленная для жителей Востока, в особенности для арабов, следовательно, с одной стороны, для горожан, занимающихся торговлей и ремеслами, а с другой — для кочевников-бедуинов. Но в этом лежит зародыш периодически повторяющихся столкновений. Горожане богатеют, предаются роскоши, проявляют небрежность в соблюдении «закона». Бедуины, которые живут в бедности и вследствие бедности придерживаются строгих нравов, смотрят на эти богатства и наслаждения с завистью и жадностью. И вот они объединяются под предводительством какого-нибудь пророка, махди, чтобы покарать изменников веры, восстановить уважение к обрядам и истинной вере и в качестве

вознаграждения присвоить себе богатства вероотступников. Лет через сто они, естественно, оказываются точно в таком же положении, в каком были эти вероотступники; необходимо новое очищение веры, появляется новый махди, игра начинается сначала» [123, с. 470].

Можно приблизить «петлю альтруизма» к этой ситуации, предположив, что местообитание неоднородно и заглатывание в одних частях происходит раньше, чем в других.

Настоящий альтруизм, наиболее соответствующий человеческому пониманию этого слова, альтруизм без разделения на своих и чужих в биологии неустойчив — носители такого поведения вымирают. По мнению А. С. Штерна одна из важных мыслей романа Ф. М. Достоевского «Идиот» — обреченность носителей истинного альтруизма из-за жестокости общественных отношений.

При объяснении альтруизма, не являющегося генетическим эгоизмом, приходится наряду с номенклатурой изменчивости (X) вводить еще набор меток, служащих для разделения на своих и чужих. Какую-то метку особь несет с рождения. В этом смысле метки наследуются, но не обязательно строго. Существуют возможности смены меток (по крайней мере, у некоторых видов). Процесс смены меток всегда имеет определенные правила, порождаемые природой метки и биологией вида. Стратегии коалиционного поведения можно изучать методом «отбора по признаку», исследуя, какой набор стратегий выживает в результате отбора. Сами модели динамики с учетом смены меток заведомо сложнее и намного менее изучены, чем простой отбор по признаку.

Наибольший недостаток всех моделей данной главы — почти полное пренебрежение генетикой полового размножения. Все рассуждения велись так, как будто организмы воспроизводятся целиком. Исходя из этого строилось множество X, и множество наследуемых значений признака. *Модели* отбора, в которых генотипы отдельных организмов представлены как воспроизводящиеся почти целиком, называются *классическими* в противовес *балансовым моделям*, в которых предполагается, что генотип каждый раз «переконструируется» из генов родителей. Неправильно будет считать, что классические и балансовые модели по разному описывают один и тот же процесс, противореча друг другу. Они выделяют два разных процесса, а «генотип» классической модели нечто иное, чем «генотип» балансовой. Впереди еще будет повод обсудить соотношения классических и балансовых моделей.

С раздельнополым размножением связана одна важная и до сих пор не решенная проблема: почему оно существует? Известно, что возможен переход к бесполому размножению. Есть виды, например, у ящериц, состоящие только из самок, откладывающих яйца, из которых снова выходят самки (*партеногенез*). Переход к такому размножению дает со временем двукратное преимущество в темпе размножения. Это быстро реализующееся преимущество подробно разобрано Дж. Мэйнардом Смитом в духе моделей отбора по признаку: «Предположим, что у вида, размножающегося половым путем и насчитывающего равное число самцов и самок, возникает мутация, в результате которой самки переходят к партеногенетическому размножению и производят лишь себе подобных самок. Число яиц k, откладываемых одной самкой, обычно не зависит от того, партеногенетически она размножается или нет, а определяется лишь тем, как много пищи она может усвоить сверх того количества, которое необходимо ей для поддержания собственного существования. Аналогичным образом вероятность P того, что возникшая из яйца особь доживет до размножения, тоже обычно не зависит от характера размножения» [76, с. 13]. Пусть в начальный момент имелось n взрослых партеногенетических особей и N тех, что используют раздельнополое размножение (из них $N/2$ самок). Отложенных яиц у партеногенетических самок kn, у размножающихся половым способом — $kN/2$. До репродуктивного возраста доживет партеногенетических особей Pkn, использующих половое размножение — $PkN/2$. Отношение численностей (партеногенетические/размножающиеся половым путем) возрастает вдвое. В начальный момент оно равно n/N, а для следующего поколения — $2n/N$.

Таким образом, партеногенез дает колоссальную выгоду внедрения. Вопрос о том, что обеспечивает существование раздельнополого размножения (зачем нужны самцы?), является центральным в книге Дж. Мэйнарда Смита [76], однако он не считает эту проблему окончательно решенной.

Ясно одно: двукратное преимущество при внедрении партеногенеза не позволяет отделываться от проблемы существования раздельнополого размножения заявлениями об увеличении скорости эволюции и росте разнообразия. Нужны согласованные с опытными данными количественные оценки. В цитированной книге это ясно показано.

Задумавшись над отношением «отбора по признаку» к реальности мы неизбежно приходим к необходимости уточнения понятия «*признак*». Попробуем определить его как особенность фенотипа. В этом случае возникает проблема наследования: не все особенности фенотипа наследуются, например, вес тела человека в большой степени зависит от условий жизни. Для рассматриваемых же моделей отбора важны именно в той или иной степени наследуемые особенности.

Попытаемся улучшить определение, положив: признак — генетически предопределенная особенность фенотипа. Опять плохо — генетически предопределены чаще всего не особенности фенотипа, а зависимость фенотипа от условий развития. Проводя отбор по одному и тому же признаку фенотипа в разных условиях, селекционер, очевидно, получит разные результаты [51]. Если же учесть возможность случайной связи между этими условиями и фенотипом, то ситуация становится еще более запутанной: генетически предопределены лишь вероятности появления различных фенотипов в данных условиях.

Есть подход к определению признаков, идущий от легкости их описания исследователем. С этой точки зрения признак — простое (просто выражаемое одним числом и немногими словами) свойство фенотипа. Сюда относятся рост, вес, цвет, простые особенности характера и т. п. Такая простота обычно подразумевается, когда идет речь об отдельном признаке. Но она же приводит и ко многим проблемам. То, что просто с точки зрения описания, не обязательно является элементарным, выделимым в самостоятельную единицу, достаточно обособленную в ходе индивидуального развития и передачи наследственной информации. Речь идет о *корреляции признаков*, давно замеченной селекционерами. Ч. Дарвин на эту тему пишет: «Таким образом, человек, отбирая и накопляя какую-нибудь особенность строения, почти наверняка будет неумышленно изменять и другие части организма на основании таинственных законов корреляции» [38]. «Таинственных законов» — не меньше.

Яркий пример корреляции получен сравнительно недавно при одомашнивании лисиц. Отбирали и скрещивали между собой лисиц, более дружелюбных по отношению к человеку, а они «особачились». И хвост завился колечком, и окраска стала пегой, и другие внешние признаки стали более собачьими. Воздействовали вроде бы на один признак — дружелюбие, а изменились многие.

Такое всестороннее изменение рассматривается Д. К. Беляевым как пример «*дестабилизирующего отбора*» (подробнее см. в его статье [11]): «Отбор становится дестабилизирующим тогда, когда под его влияние попадают... системы нейроэндокринной регуляции онтогенеза» — индивидуального развития.

Хотя мы и не дали окончательного определения признака, обсуждение этого понятия с разных сторон делает его более ясным, а также выявляет проблемы, связанные с его использованием. Для модели «отбор по признаку» лучше всего подходят признаки, простые с точки зрения описания и хорошо наследуемые — генетически предопределенные в данном диапазоне условий.

Попытаемся понять место обсуждаемых моделей, используя аналогию с физикой. Простейшая задача механики — изучение движения частицы по прямой в потенциальном поле. Движение сложной системы иногда может быть разложено на простые одномерные.

Движение по прямой уподобим отбору по признаку, а сложную систему — реальности. Настоятельно повторяемый в сложной ситуации вопрос: «по какому признаку идет отбор?» аналогичен требованию указать прямую, по которой движутся частицы в сложной механической системе. Такой признак (как и прямую) можно точно указать только в специальных случаях, а чаще всего — в искусственно созданных ситуациях.

Модели «отбор по признаку» хороши своей простотой и понятностью, но слишком упрощают суть дела и по отношению к реальной эволюции стоят где-то на уровне шестого («учтем только некоторые особенности») или пятого (эвристического) типов, если, конечно, не прибегать к необычному расширению содержания понятия «признак». Изредка они могут подниматься до четвертого типа («опустим для ясности некоторые детали»), но вряд ли выше.

Это отдельные модели, а система таких моделей является основным смыслообразующим звеном теории эволюции. На первых шагах эволюционных рассуждений обычно так или иначе строятся классические модели отбора по признаку (и лучше, если это делается явно). Далее они накладываются на реальность, обнаруживаются несовпадения и моменты нестыкованности с имеющимся знанием. Критикуя, перестраивая и дополняя модель, можно выработать более полное понимание и сформировать научное знание об исследуемом процессе.

МОДЕЛЬ МЕНДЕЛЯ—ИОГАННСЕНА

Открытие и переоткрытие. Развертывание простых моделей. Хромосома, локус, аллель и ген. Половое размножение и гены-грубияны. Размножение и отбор генов. Геноценоз как биоценоз и биоценоз как геноценоз. Благо рецессивности.

Вся биология XX века развивалась под знаком генетики. Ее история начинается с 1865 года, в котором Г. Мендель опубликовал результаты своих восьмилетних наблюдений. Верное слово было сказано, первая модель построена и блестяще подтверждена. Но услышано оно было через 35 лет, через 16 лет после смерти Г. Менделя.

Тому было много причин, отметим здесь только одну из них — методологическую. Модель была категоричной и ясной. Она не объясняла всего многообразия явлений наследования, а из-за четкой (по существу — математической) формы не обладала привычной гибкостью расплывчатых объяснений. Наконец, сам метод моделирования был для биологии необычным.

Представляется удивительным, что появление модели, могущей давать точные количественные предсказания в такой загадочной области, как наследование (пусть даже только для некоторых видов и части признаков), не сразу было замечено. В физике, например, появление кварковой модели (унитарная симметрия элементарных частиц), позволившей предсказать в начале своего развития одну новую элементарную частицу, было принято очень бурно, а ее создатели быстро получили Нобелевскую премию. Но это — физика XX века, а речь идет о биологии XIX (если покопаться в истории физики, то и там найдутся подобные грехи).

Как бы поступил современный физик, получи он в свое распоряжение модель, позволяющую описать часть ранее непонятных явлений? Сначала попытался бы распространить на как можно более широкую область. Дойдя

до предела применимости, модифицировал бы модель. И так до тех пор, пока дальнейшие улучшения станут невозможными или покажутся неразумными из-за своей громоздкости и потребуется новое понимание (здесь дана, конечно, упрощенная схема). Найденные на этом пути факты послужили бы хорошим подспорьем при поисках новых подходов.

Так, впрочем, поступили и биологи. Но на это ушло много времени. С открытиями Г. Менделя в теорию наследственности пришел новый способ работы, расширивший область применения количественного языка. Биология постепенно созревала для того, чтобы переварить этот переворот, пока, наконец, в 1900 году Г. де Фриз, Э. Чермак и К. Корренс независимо не переоткрыли законы Менделя.

История науки знает немало трагедий непризнанных первооткрывателей. Судьба Г. Менделя — один из ярких примеров. Он-то наверняка понимал значимость своего открытия. Но трагична и судьба переоткрывателей. Честно пройдя свой путь и совершив великое, они потом узнают, что на вершине уже побывал другой. Единственное, что можно сделать для них, это помнить их имена. Тем, кто повторил открытие Менделя, было легче, 35 лет работы многих исследователей изменили ситуацию, но все же...

У генетики была и своя предыстория. Она связана с именами О. Сажре, Т. Найта и других. Рекомендуем любителям биологии прочитать интересную книгу А. Е. Гайсиновича [27] (она будет полезна и профессионалу).

В заголовке рядом с именем Г. Менделя стоит другое, В. Иоганнсен в 1909 году придал предложенной Г. Менделем модели четкую форму, введя, в частности, термины «генотип», «аллель» и др. Название книги В. Иоганнсена знаменательно: «Элементы точного учения о наследственности». Далее модель совершенствовалась и уточнялась. Велик вклад в этот процесс таких ученых, как В. Бэтсон, Т. Г. Морган и многих других. Мы решили все же включать в название модели только двух авторов первых вариантов, чтобы оно не превратилось в нечто неудобочитаемое.

Молекулярная биология далеко продвинулась в изучении физико-химической природы наследственности, и модели классической генетики относятся уже ко второму типу (феноменологическая модель). Тем не менее, они и по сей день составляют азы современной генетики — с них начинается ее изучение. Но не только азы, еще и основы. Многие изложения генетики строятся так: сначала предла-

гаются простейшие модели, как если бы они точно соответствовали реальности; потом, пользуясь ими как идеальной картиной, формулируют многочисленные уточнения и исключения. Наконец, с некоторого момента эти простые модели могут уже не рассматриваться вовсе или применяться в качестве очень приближенной схемы. По дороге может быть высказано немало ложных («ограниченно верных») утверждений, которые уточняются позднее.

Чтобы не быть голословными — два примера. «В каждой клетке любого организма данного вида содержится определенное число хромосом». Это неверно — в некоторых клетках организма утрачена часть хромосом, которым там «положено быть», или даже все они (хрестоматийный пример — *эритроциты*). В других клетках организма «положенное» число хромосом удваивается, и еще, и еще... (скажем, в некоторых клетках печени). Обратите внимание: мы отрицали утверждение, пользуясь им самим, применяя введенное в нем понятие «определенное для данного вида число хромосом» для описания контрпримера. Еще один пример: «У диплоидного организма имеется по два гена каждого типа, причем эти гены занимают одинаковые локусы (места) в гомологичных хромосомах». Это тоже не соответствует истине. Некоторых генов в одной из хромосом может не быть совсем (нехватки), а какие-то могут содержаться в нескольких экземплярах (*дупликации*). Мы специально не указываем источники цитат, чтобы не создавать ложного впечатления дискуссии. Авторы приведенных отрывков прекрасно понимают условность сделанных утверждений и демонстрируют это в дальнейшем развитии текстов.

Такой способ излагать научную теорию: сначала понятия вводятся на простых примерах, а потом постепенно уточняются — не единственно возможный. Его порою ошибочно считают некорректным, хотя он широко распространен и при правильном употреблении приводит к успеху. Этот способ иногда называют *развертыванием*, а еще — восхождением от абстрактного к конкретному. Начальные простые и «неправильные» модели здесь необходимы.

Попытаемся изложить основные идеи моделей классической генетики, вообще не обращаясь к клеткам организма (соматическим). Будем следовать известному афоризму: «Курица — это всего лишь способ, каким яйцо создает другое яйцо».

Первое положение модели: наследственные свойства организмов определяются набором дискретных единиц —

генов, полученных им от родителей. С этой точки зрения *генотип* — множество генов.

Но не просто множество. Важную роль играют дополнительные структуры. Второй вариант определения: *генотип* — множество генов, распределенных по хромосомам. И снова, конечно, неполно и неточно.

Для каждого вида существует конечный набор типов хромосом и определено правило, указывающее, сколько (в норме) хромосом каждого типа может быть в генотипе. Вариации, допускаемые этим правилом, обычно очень незначительны. У человека, например, 24 типа хромосом (22 типа аутосом и 2 типа половых хромосом *X* и *Y*). В норме генотип должен содержать 22 пары аутосом (от каждого родителя по одной аутосоме кажого типа) и пару половых хромосом: *XX* или *XY*. Любое отклонение от этого правила приводит к тяжелым заболеваниям.

Так же, как набор хромосом в генотипе, не может быть произвольной последовательность генов в хромосоме. С этой точки зрения *хромосома* представляет собой последовательность *локусов* (локус по латыни означает место). Для каждого локуса определено множество форм (состояний) гена — *аллелей*. Итак, для каждого типа хромосомы задана последовательность локусов (так сказать, «типов» генов), для каждого локуса — набор аллелей («состояний заполнения») этого места.

Хромосома — как бусы, локус — место бусинки (ее номер), аллель — сама бусинка. Недостаток этой аналогии — легкость, с которой одну и ту же бусинку можно поместить на разные места. Аллели же, напротив, довольно четко прикреплены к локусам.

В модели Менделя — Иоганнсена последовательность локусов принимаем фиксированной и все различия в хромосомах относим за счет различных аллелей. Напомним, что рассматривается модель, которая относится сейчас в науке не к первому типу, а ко второму — феноменологическая модель. Реальность не просто сложнее (она всегда сложнее), а отличается от модели в своих существенных свойствах, выделенных и освоенных наукой. То, что гена в хромосоме может просто не быть (нехватка), легко формализуется добавлением «пустого» аллеля. Дупликации (удвоения) тоже можно учесть таким способом, называя аллелем пару (форма гена, число повторов). Дальнейшее усложнение связано с тем, что есть прыгающие генетические элементы — от предположения о фиксированности последовательности локусов приходится отказаться [108,

120]. Если бы прыжки были редки, то их можно было бы учесть и в этой модели, вводя новые локусы и приравнивая прыжок к мутации в этих локусах, но реальная частота прыжков делает такое усложнение бессмысленным.

Расшатывание классической модели завершается молекулярной биологией, которая, хотя и прояснила физико-химический механизм наследственности, но поставила проблему: что считать геном классической модели? Какая часть гигантской молекулы ДНК соответствует этому понятию? На такой вопрос можно давать разные ответы и из них нельзя сделать однозначный выбор — не потому, что не хватает информации, а потому, что классический ген — элемент феноменологической модели, который может интерпретироваться различными способами.

Вот некоторые дискретные единицы, которые могут быть выделены (следуем работе [85]):

1. «*Кодон* — компактная, линейно упорядоченная совокупность азотистых оснований (три основания — примеч. авт.), кодирующая включение отдельной аминокислоты в биосинтез белка.

2. *Цистрон* — компактная, линейно упорядоченная совокупность кодонов, определяющая первичную структуру отдельной молекулы белка.

3. *Оперон* — компактная, линейно упорядоченная совокупность цистронов, определяющая координированный синтез группы белков. ...

4. *Репликон* — компактная, линейно упорядоченная совокупность оперонов и других сообщений низших рангов, принадлежащая одному материальному носителю и реплицирующаяся (удваивающаяся при редупликации — примеч. авт.) как целое...

5. *Сегрегон* (группа сцепления) ...»

Вряд ли следует считать геном кодон, но все остальные единицы — реальные претенденты на звание гена. Это довольно давняя классификация (1968 г.). Сейчас ее можно было бы построить по-другому, используя новые достижения, но суть от этого не изменится. Существуют сильно отличающиеся по характерной величине участки ДНК, равноправно претендующие на звание гена (группа сцепления — сегрегон может содержать тысячи цистронов, кодирующих отдельные молекулы белка). Можно и договориться: пусть, например, ген есть цистрон. Но это не решение вопроса, а, скорее, его маскировка.

Правильнее будет так: при использовании моделей генетики допустимо называть *геном* разные объекты. Важ-

ны два условия — формальное и содержательное. Формальное: в ходе решения одной задачи смысл термина не должен меняться (профессионал выполняет такое условие автоматически). Содержательное: в течение интересующих нас времен ген должен передаваться от родителей потомкам в большинстве случаев без изменений.

Простейшую модель полового размножения рассмотрим только для *диплоидных организмов*, т. е. тех, генотип которых содержит по две хромосомы каждого типа. Есть и тут исключение. У раздельнополых организмов половые хромосомы могут не образовывать однотипной пары: у мужчин — XY, у самцов некоторых видов число хромосом вообще нечетно, половая не имеет пары — $X0$. Бывает и наоборот, у отдельных видов самцы имеют все хромосомы однотипными парами, а самки — XY или $X0$. Диплоидные особи производят *гаметы* — клетки, содержащие только по одной хромосоме каждого типа. Если половые хромосомы особи неоднотипны, то в случае XY половина гамет получает X, а половина — Y; для $X0$ аналогично: половина гамет несет X, а половина не несет половой хромосомы.

Гаметы различных особей (при раздельнополом размножении разнополых) сливаются, образуя диплоидную клетку (*зиготу*), дающую начало новому организму.

Первый вопрос: что происходит при половом размножении в одном аутосомном локусе (т. е. локусе не половой хромосомы)? Напрашивается ответ: если родительская особь несет в этом локусе только один аллель (*гомозиготна*), то этот аллель попадает во все гаметы и, таким образом, все ее потомки в первом поколении будут иметь в генотипе этот аллель. Если же особь несет в этом локусе два аллеля (*гетерозиготна*): один — в одной хромосоме данного типа, а второй — в другой, то половина гамет будет нести первый, а половина — второй аллель и, соответственно, половина потомков в первом поколении получат от этого родителя первый аллель, а другая половина — второй. Такое правило распределения аллелей в потомстве составляет главное содержание *первого закона Менделя*. Обычно он формулируется несколько по-другому и представляет собой ближайшее следствие описанного правила.

Г. Мендель исследовал расщепление гибридов гороха. Гибриды несли в одном из локусов два различных аллеля — были гетерозиготны. Один из этих аллелей (A) был *доминантным*, т. е. фенотипически гетерозиготы были неотличимы от растений, гомозиготных по этому аллелю. Другой,

рецессивный аллель (a) проявлялся только в гомозиготном состоянии. При скрещивании гетерозигот (aA)+(aA) гаметы (a) и (A) производятся в одинаковом количестве. Предполагается, что они комбинируются случайно, поэтому зиготы образуются в следующем соотношении: 1(aa)+ +2(aA)+1(AA). Из-за доминантности A фенотипы (aA) и (AA) не различаются, следовательно, расщепление фенотипов происходит так: 3(Aa или AA) + 1(aa) — знаменитое 3 : 1. Это и есть первый закон Менделя в его обычной формулировке. Он имеет статистический характер — справедлив в среднем.

Второй закон Менделя относится к паре локусов. Если родительская особь гетерозиготна по двум локусам, то простейшее предположение, которое можно высказать о продуцируемых гаметах, состоит в независимости представленного в гамете аллеля первого локуса от того, какой аллель у нее во втором. Предполагая также, что гаметы комбинируются случайно, и получаем второй закон Менделя. Обычно его формулируют как независимость расщепления в разных локусах.

Закон этот неприменим, однако, к локусам из одной хромосомы. Расхождение генов по гаметам не является независимым. Чем ближе локусы — тем сильнее зависимость. Близкие локусы объединяются в «*группы сцепления*».

Первый закон выглядит более убедительно, поэтому неожиданным оказалось открытие генов, которые его нарушают. Высказано и обосновано предположение, что в некоторых случаях это нарушение вызывается геном (несколькими генами), который так воздействует на своего «партнера», расположенного в том же локусе парной хромосомы («оскорбляет» его), что партнер, попав в гамету, «кончает жизнь самоубийством», нарушая ее функционирование. Что это за воздействие? Вопрос сложный. Легко понять, почему в популяции не может быть очень большим процент особей, несущих в данном локусе таких «генов-грубиянов». Особи, гомозиготные по ним, оставляют очень мало потомства, так как после взаимных «оскорблений» почти все гаметы нежизнеспособны. Исходя из этого нетрудно оценить, в каком проценте генотипов эти гены будут присутствовать, их около 50%. В природных же популяциях дрозофилы, где были обнаружены такие гены, их раз в десять меньше. Почему? Появление «грубиянов» создает новую генетическую среду, в которой получают преимущество гены «нечувствительные к оскорблени-

ям». Последние не мешают плодовитости особей, гомозиготных по ним, и потому имеют преимущество и перед «грубиянами». В результате устанавливается равновесие, в котором «грубиянов» немного.

Наше изложение кратко и приблизительно. Детали можно найти в интересной статье [58]. В частности, «гены-грубияны» у дрозофилы, описанные в этой статье, нарушают обычный сперматогенез у самцов и не вмешиваются в образование гамет у самок.

Эффекты такого типа объединяются под названием *«мейотический драйв»*. Они обнаружены у многих видов: комаров, мышей, некоторых растений и др. Наличие и распространение мейотического драйва показывает несостоятельность примитивных аргументов, объясняющих половое размножение и первый закон Менделя выгодностью высоких темпов эволюции. Если ген, неблагоприятный с какой-либо точки зрения, может внедриться и с этих позиций ухудшить систему, то он внедрится и ухудшит, ничего не поделаешь.

Каких изменений в моделях «отбор по признаку» может потребовать генетика? Вот знаменитый пример из генетики человека. Пусть люди, населяющие некоторую территорию, могут быть носителями одного из трех фенотипов (остальными различиями пренебрегаем): больные серповидноклеточной анемией, не доживающие до совершеннолетия; люди, не страдающие анемией и легко переносящие малярию (либо не болеющие ей вовсе); не страдающие анемией, но тяжело переносящие малярию. Пусть также эти свойства предопределены от рождения. Если на рассматриваемой территории малярия — частое заболевание, то с точки зрения простейших моделей «отбор по признаку» должен, казалось бы, оставить только один фенотип: ни малярии, ни анемии. Однако, увы, соответствующий генотип гетерозиготен.

Исследования показали что описанной ситуации хорошо подходит однолокусная модель. В этом локусе различаются два аллеля — нормальный N и мутантный S. Ген (аллель) S вызывает в гомозиготном состоянии изменения гемоглобина и искажения формы эритроцитов. Организм, получивший S от обоих родителей (SS), гибнет во младенчестве. Если генотип полностью нормален (NN), то организм легко заболевает малярией и тяжело ее переносит. Наконец, носители гетерозиготного генотипа (NS) устойчивы к малярии и не гибнут от анемии. В итоге сохраняются все три фенотипа — преимущество гетерозигот компен-

сирует гибель (SS) и потому в популяции много носителей тех генов, которые в гомозиготном состоянии вредны, даже смертельно вредны — летальны.

Проведем элементарное исследование баланса генов в одном локусе. Пусть различаются два аллеля N и S и соответственно три генотипа: NN, NS, SS (обозначения сохраним те же, что и для серповидноклеточной анемии).

В построении модели будут участвовать такие величины. Численности зигот сразу после слияния гамет для разных генотипов: n_{NN}, n_{NS}, n_{SS}. Численности гамет, слившихся в эти зиготы:

$$m_N = 2n_{NN} + n_{NS}, \qquad m_S = 2n_{SS} + n_{NS}.$$

Предполагаем комбинирование гамет случайным, поэтому отношение $n_{NN} : n_{NS} : n_{SS}$ должно совпадать с $m^2_N : 2m_N m_S : m^2_S$. Это в точности означает, что

$$n_{NN} = Am_N^2, \qquad n_{NS} = 2Am_N m_S, \qquad n_{SS} = Am_S^2,$$

где A — число, общее для всех n. Его нетрудно выразить через m_N, m_S, однако далее оно нам не понадобится.

Предполагаются заданными относительные жизнеспособности зигот: k_{NN}, k_{NS}, k_{SS}. Что это за числа? Их вводят, исходя из представлений о разделении факторов, определяемых генотипом, и прочих. Аналогичная конструкция появлялась в предыдущей главе при разборе простейших моделей отбора по признаку. Жизнеспособность оценивается по участию в создании нового поколения. Для такого участия из новенькой зиготы должен развиться организм, дожить до размножения и произвести гаметы, входящие в вновь образующиеся зиготы.

Имеем только что образовавшуюся зиготу NN, NS или SS. Предполагается, что в среднем на одну такую зиготу с данным генотипом придется в среднем fk_{NN}, fk_{NS} или fk_{SS} гамет, вошедших в состав вновь образовавшихся зигот следующего поколения. Множитель f зависит от большого числа факторов, а зависимость от генотипа сконцентрирована в множителях k. Основное упрощающее предположение состоит в том, что возможно такое разложение на множители: f зависит от чего угодно, но не от генотипа, а k — только от генотипа.

Зададимся вопросом: пусть известны численности гамет m_N, m_S, образовавших зиготы данного поколения; каковы тогда будут численности гамет m'_N, m'_S, образовавших зиготы следующего поколения? (мотив: «Курица — всего лишь способ...»). Штрих означает переход к следую-

щему поколению. Предполагая выполненным первый закон Менделя, сразу получаем (упражнение);

$$m'_N = B(k_{NN}m_N + k_{NS}m_S)m_N;$$
$$m'_S = B(k_{SS}m_S + k_{NS}m_N)m_S.$$

Здесь B — некоторое число, в которое вошли множителями и A, и неизвестное нам f. Далее важно только, что $B>0$ и одинаково для m_N и m_S.

Получена *модель генетического баланса* в ее простейшей форме. В ней можно выделить коэффициенты размножения для N и для S — отношения $k_N=m'_N/m_N$ и $k_S=m'_S/m_S$. Если в равновесии есть и N и S, то их коэффициенты размножения должны быть при этом равны единице. Исследовать это условие, однако, нельзя — неизвестны множители B. Можно, тем не менее, записать для коэффициентов размножения условие их равенства друг другу, в котором B сократится:

$$k_N = k_{NN}m_N + k_{NS}m_S = k_{SS}m_S + k_{NS}m_N = k_S$$

или

$$(k_{NS} - k_{SS})m_S = (k_{NS} - k_{NN})m_N.$$

Если величины $k_{NS} - k_{SS}$ и $k_{NS} - k_{NN}$ имеют разные знаки, то равновесие с положительными значениями обеих величин m_N, m_S невозможно. Это понятно: в таком случае гетерозиготы выживают хуже, чем одна из гомозигот, но лучше, чем другая и один аллель (понятно, какой) вытесняется другим.

Положительное равновесие (баланс)

$$\frac{m_S}{m_N} = \frac{k_{NS} - k_{NN}}{k_{NS} - k_{SS}}$$

существует в двух случаях: и когда гетерозиготы более приспособлены, чем обе гомозиготы, и когда они менее приспособлены. Последнее кажется странным, однако можно убедиться, что при $k_{NS}<k_{NN}$, $k_{NS}<k_{SS}$ равновесие неустойчиво: если

$$m_S > \frac{k_{NS} - k_{NN}}{k_{NS} - k_{SS}} m_N,$$

то соответствующий коэффициент размножения k_S тоже больше: $k_S>k_N$ или

$$k_{SS}m_S + k_{NS}m_N > k_{NN}m_N + k_{NS}m_S$$

(упражнение). Аналогично и для обратного неравенства.

Поэтому со временем любое уклонение от равновесного отношения $m_B : m_N$ будет возрастать. Это приведет к тому, что через достаточно большое время в системе останется только один аллель — тот, в пользу которого вначале нарушено равновесное отношение $m_B : m_N$. Победитель зависит от начальных условий.

Простейшая модель генетического баланса дает важный урок. Коэффициент размножения, вводившийся раньше для особей, используется теперь для описания динамики генов (аллелей). Размножающаяся единица стала мельче. Также должен стать мельче элемент, к которому относятся представления о выгоде, оптимальности, пользе.

В предыдущей главе рассматривалась схема эксперимента по внедрению, наполняющая смыслом представления о выгоде, пользе и порождающая принципы оптимальности. Группа особей малой, но достаточной для размножения численности внедряется и биогеоценоз и либо вымирает, либо успешно размножается. Все внедряемые особи должны наследуемо (со всеми будущими потомками, которые появятся в ходе эксперимента) принадлежать одной клеточке (точке) номенклатуры изменчивости. Можно даже сказать так: внедряется эта клеточка (точка), а особи ее несут.

С точки зрения балансовых моделей генетики как целое воспроизводится ген (аллель), а не особь или генотип, поэтому рассматривать следует внедрение аллеля. Аллель внедряется в составе генотипа особи, особь в составе небольшой группы. Теперь не исключено, что особи внедренной группы будут скрещиваться с другими, в нее не входящими. Рассматривается судьба аллеля: внедрится — не внедрится, выживет — не выживет.

В балансовых моделях так же, как в классических, возникают принципы совместной оптимальности — *сооптимальности аллелей*. Каждый из устойчиво сосуществующих аллелей оптимален на фоне остальных. Был предложен специальный термин *«геноценоз»* (см., например, вступительную статью А. С. Антонова к сборнику [120, с. 7]), который подчеркивает особый взгляд на систему взаимодействующих генов как на биоценоз и, можно добавить, на биоценоз, как на систему взаимодействующих генов. Возникает иерархическая лестница на ступеньку длиннее, чем в классических моделях: из аллелей слагаются генотипы особей, из особей — популяции, из популяций — биоценозы.

Конечно, область применимости для представлений о сооптимальности аллелей значительно шире, чем для про-

стых балансовых моделей. В частности, не требуется никаких гипотез о разделении факторов (как вы помните, с помощью таких гипотез достигалось разделение генетики и экологии при построении простейшей балансовой модели). Эти представления о сооптимальности базируются на схеме экспериментов по внедрению.

В истории балансовых моделей произошел один казус, который сильно и, как нам кажется, не очень удачно повлиял на общие представления о динамике отбора. Исследуя простейший класс балансовых моделей, Р. Фишер доказал, что устанавливается такое равновесие аллелей, которое обеспечивает максимум средней приспособленности организма в популяции. Приспособленности измеряются с помощью коэффициентов k или их аналогов — формальные детали можно найти в любом подробном руководстве (например, в [91]).

Этот факт произвел в момент своего появления большое впечатление и был назван *основной теоремой о естественном отборе*. Его часто трактуют так: отбор-де пренебрегает выгодой для отдельной особи, его заботит популяция в целом.

Увы, теорема Фишера не выполняется уже для чуть более сложных моделей. Она тесно связана с гипотезой о разделении факторов. В. А. Охонин в своей диссертации выяснил, когда из более сложных и общих эколого-генетических моделей могут быть получены уравнения Фишера. Оказывается, для этого требуется, чтобы отличия между носителями различных генотипов были малы. Тогда в первом приближении по этой малости и получаем уравнения Фишера, а с ними его теорему (вспомните модели типа 3 — что-то считаем очень большим или очень малым).

Принципы сооптимальности, восходящие по своей идее к Дж. Б. С. Холдейну, имеют значительно более общую эколого-генетическую природу. Это — принципы оптимальности аллелей, слагающих генетический компонент системы (биогеоценоза), на фоне всей этой системы. Поэтому они относятся сразу к каждому отдельному аллелю (который должен быть точкой единичного максимума коэффициента размножения на пространстве возможностей) и к системе, которая определяет коэффициент размножения, к биогеоценозу в целом.

Есть две возможных причины для нарушения сооптимальности. Первая — высокий темп изменчивости, тогда теряют смысл представления о передаче аллелей из поколения в поколение. Вторая — отсутствие устойчивых рав-

новесий, наличие более сложной динамики генетического состава, но в этом случае сооптимальность будет выполняться в среднем за большое время.

Существует важное различие между балансовыми и классическими моделями. На первый взгляд оно кажется техническим, но это не так. Пусть в популяции присутствует небольшое количество носителей доминантного аллеля и они все плохо приспособлены — дают мало выживающего потомства (так как аллель доминантен и несущие его гетерозиготы мало отличаются от гомозигот). Тогда количество этих носителей уменьшается в геометрической прогрессии — как и для особей в классических моделях.

А вот если аллель рецессивен и плохо приспособлены — гибнут, не размножаются и т. п. гомозиготные по нему особи, тогда все по-другому. Число гомозигот можно оценить как $\nu^2 n$, где ν — доля аллеля в популяции, n — полная численность популяции. Скорость убыли ν будет пропорциональна ν^2, поэтому со временем ν будет уменьшаться не в геометрической прогрессии, а значительно медленнее — как $1/t$. Здесь отличие от классической модели.

Рецессивность существенно увеличивает время жизни внедренного аллеля и даже меняет закон его вымирания, когда он «не помогает» своим гетерозиготам и «вреден» (даже смертельно) своим гомозиготам.

Отсюда насыщенность популяций рецессивными «умеренно вредными» мутациями, наличие достаточного времени для того, чтобы они были испытаны в разных сочетаниях и, возможно, образовали бы уже «полезные» комбинации. Все это может считаться благом с точки зрения человека — сторонника прогресса. Тем не менее, не очень ясно, играл ли в установлении этого механизма какую-нибудь роль отбор и связанные с ним принципы оптимальности, кроме банальной: рецессивные аллели сохраняются, потому что они рецессивны и долго сохраняются.

Описаны еще такие интересные эффекты, как управление доминантностью, когда гетерозиготный организм «включает в работу» те аллели, которые способствуют его развитию и выживанию в данных условиях. Интереснейший вопрос: как могла сложиться в ходе эволюции эта система управления, где она локализуется и наследуется?

Замечание. В главе «Модель Дарвина» мы определили генотип как то, что получено от рождения, — очень широко. В данной главе генотип — система генов, это узко. Для ряда целей может оказаться удобным разделить подходы и ввести для системы генов термин «*геном*».

НАСЛЕДОВАНИЕ

Идея инварианта. Встречные пути. Четыре подразделения клеточной ДНК. Генетический ламаркизм. Единицы воспроизводства. Динамическая наследственность. Единицы функции. Способности и поведение. Плата за функцию. Обобщенный генотип. От наследуемых единиц к биосфере и обратно. Коэффициент размножения без предков и потомков. Сооптимальность и совершенство. Гены, полученные не от родителей. Где же организмы? Наследование без организмов — попытка определения.

В дискуссиях о наследовании пролито немало чернил — и не только чернил. Страсти, бушевавшие в «недавнее давнопрошедшее время» улеглись, но их отголоски все еще мешают всестороннему обсуждению проблемы.

С волнением приступаем мы к этой главе. Причина тому не в полемических наслоениях. Наследование и его верная тень — изменчивость находятся в центре внимания всех исследователей эволюции. Здесь — узел противоречий, источник страстных дискуссий. «Все дело в том, как понимать наследственность и изменчивость» (А. А. Любищев [65]).

В качестве нулевого приближения для большинства теорий может использоваться расплывчатое представление, имеющее длительную историю. Вот его примерная формулировка. Наследование состоит в том, что в последовательности поколений некоторое время сохраняются сходства и различия. Сходства — потомки похожи на предков, различия — потомки существенно различающихся предков различны. Дети что-то получают от родителей [1]).

[1]) Иногда «что-то» может передаваться горизонтально — в одном поколении, и вертикально — от предков к потомкам. Это создает дополнительные трудности в определениях. Так, Г. Спенсер относил к явлению наследования передачу врожденного сифилиса. Не спешите улыбаться, эта идея не соответствует современным воззрениям буквально, но ее принцип («генетическая инфекция») чрезвычайно современен.

В главе «Модель Дарвина» мы пользовались этим представлением. Там появился «генотип» — нечто весьма нечеткое. С одной стороны, он объединял в себе то, что организм получает от рождения. С другой — предполагалось, что генотипы потомков близки к генотипам родителей.

Расплывчатость — это хорошо или плохо? Она недопустима и невозможна в формализованной модели, но возможна и полезна в общих рассуждениях, готовящих рамку для дальнейшего движения. Точный смысл должен создаваться позднее. Это «должен» накладывает определенные обязательства.

Представление о наследовании содержит идею инварианта: особи рождаются и умирают, но существует *инвариант* — то, что передается и остается неизменным.

Наследование сопровождается изменчивостью, поэтому инвариант не вечен, а имеет характерное *«время жизни»*, на котором его изменениями можно пренебрегать — они либо малы, либо редки.

Темп изменчивости и, следовательно, время жизни зависят от условий, от среды. Так среда вторгается в жизнь инвариантов, сдвигая временные пределы их неизменности (относительной, конечно).

Идея инварианта формально реализована в главе «Отбор по признаку». Это была демонстрация первой попытки — чисто классической модели. «Генотипы» потомков и их предков предстали одной точкой — инвариантом. Размножение превратилось в воспроизводство этого инварианта. По существу он совпал с тем, что Ч. Дарвин, говоря об отборе, назвал *разновидностью*. «Генотип» совпал с «принадлежностью к разновидности» — запомним этот ход. Для того, чтобы такое склеивание стало возможным, «генотип» должен был фиксировать наследуемые особенности очень грубо и обобщенно.

Изменчивость как процесс была в этих моделях выключена. Она использовалась только как источник особей для экспериментов по внедрению, как номенклатура. Изменчивость в моделях замещалась разнообразием.

Этот класс моделей можно критиковать уже с позиций обыденного сознания. При разнополом размножении что-то особи получают от папы, а что-то — от мамы. Конструктивной научной основой для критики являются балансовые модели генетики. В них инварианты — гены (бусинки на хромосомах). Хромосомы «ходят парами» — одна от папы, другая — от мамы (у диплоидных организмов). При размножении парные (гомологичные) хромосомы могут

обмениваться кусками. Это явление называется *кроссинговером.* В результате гены обоих папиных родителей или обоих маминых родителей могут присутствовать в одной хромосоме внука.

Итак, получена исходная оппозиция: классические модели против балансовых моделей. Классические модели основаны на представлении о воспроизводстве особей, а балансовые — на идее о воспроизводстве генов. С точки зрения классических моделей оптимальны (сооптимальны) особи, с точки зрения балансовых — гены.

Существует два пути для разрешения противоречий, критики и перестраивания моделей. Первый идет от материальных носителей наследственности. Исследуется вопрос: какие частицы — носители наследственной информации передаются в череде поколений как единое целое? Другой путь идет от организма и надорганизменных макросистем. Идея встречного пути высказывалась и ранее: «генетика популяций является «встречной» дисциплиной по отношению к современной молекулярной генетике» [99, с. 134].

Путь молекулярной генетики основывается на «центральной догме»: основной носитель наследственной информации — гигантские молекулы ДНК; информация движется по маршруту ДНК→РНК→белок. Репутация «центральной догмы» уже подмочена. Обнаружены вирусы, свободные частицы которых (*вирионы*) вообще не содержат ДНК, а только РНК и белок. Когда вирус заражает клетку, на его РНК с помощью специального фермента (*«обратной транскриптазы»*) синтезируется ДНК. Обратный путь от РНК к ДНК возможен, а от белка нет (пока?).

Тем не менее, центральная догма — неплохое начальное приближение. Если ей следовать, то надо описать ДНК, передаваемую потомкам, и выделить в ней инвариантные фрагменты, воспроизводимые как одно целое (с заданной точностью на протяжении заданного времени в заданном диапазоне условий — три заданности).

Чтобы описать передаваемую ДНК, надо усмотреть в ней какие-нибудь подразделения, структуру. Первое разделение пространственное: *ядерная* и *внеядерная* (*цитоплазматическая*) ДНК у *эукариотов* (организмов, имеющих ядро) [63].

В цитоплазме много ДНК. Часть ее сосредоточена в *митохондриях* — энергетических станциях клетки, а у растений — в *пластидах*, осуществляющих фотосинтез, синтез крахмала, пигментов и др. Эти органеллы цитоплазмы раз-

множаются в клетке делением. Найдена ДНК также и вне таких органелл. Что она «делает», какова ее роль в жизни клетки? ДНК органелл участвует в их размножении или функционировании, несет информацию о некоторых важных белках, а остальной цитоплазматической ДНК могут быть приписаны разные функции от регуляции генетической изменчивости или синтеза белка до просто паразитического существования без всякой функции.

Второе подразделение ДНК: на *основную* и *факультативную* [34]. Основная компонента объединяет те фрагменты, которые относительно более стабильны и имеют при этом сравнительно четко определенную функцию. А то, что менее стабильно или не имеет четко определенной функции, собирается в факультативную компоненту.

Почему определение выглядит столь нечетко? Потому, что спрятаны два основания. Во-первых, кибернетическая модель с разделением молекулярной памяти на оперативную и долговременную. Разрабатываются представления, согласно которым факультативная ДНК чутко реагирует на влияние среды, а возникшие в результате изменения ДНК, если они поддерживаются достаточно долго, постепенно передаются из факультативной компоненты в основную в ходе постоянно идущего обмена и взаимодействий. Эти изменения сначала как бы апробируются в факультативной ДНК на стабильность и лишь потом переходят в основную.

Во-вторых, существуют экспериментальные основания. Показано, что значительная часть хромосомной ДНК у эукариотов ничего «полезного» не кодирует и потому ее роль непонятна с позиций классической генетики. Найдено много внехромосомной ДНК, часть которой представляет собой многократно умноженные сегменты ДНК хромосом. В клетке может присутствовать ДНК микросимбионтов и вирусов, прочно сжившаяся с ДНК хозяина. Наконец, в ряде экспериментов нашла частичное подтверждение схема «перекачивания» апробированной информации из факультативной компоненты в основную.

Простейший путь: всю ту ДНК, которая плохо интерпретируется в терминах классической генетики, объявить факультативной. Прямо так: есть хромосомные гены, гены органелл — это основная компонента. Все остальное — факультативная. Не стоит, однако, категорически настаивать на этом варианте. Однозначно наложить разбиение памяти «оперативная — долговременная» на материал ДНК вряд ли удастся. Поэтому в обсуждаемом подразде-

лении полезно выделить «два этажа»: принципиальное разбиение генетической памяти на оперативную и долговременную и интерпретация этого на конкретном материале с использованием разбиения ДНК на основную и факультативную. Тут прослеживается явная аналогия с построением идеального объекта — с одной стороны, и наложением его на реальность, моделированием — с другой. Неоднозначность такого наложения во многих случаях бесспорна (также, кстати, как интерпретация гена в материале ДНК).

Внутри популяций, разновидностей и видов некоторые участки основной ДНК могут считаться почти неизменными, жизнеспособные мутации в них — редкими, вредными для организмов и постоянно вытесняемыми из популяций. Существуют такие ферменты, а значит и кодирующие их участки ДНК, которые практически неизменны даже в пределах высших таксонов (систематических групп): родов, семейств,... .

Совокупность фрагментов ДНК, практически неизменно присутствующих у организмов данной группы, назовем *классической компонентой*. Ее воспроизводство может описываться классическими моделями. Очень важно, что невозможно выделить классическую компоненту ДНК на основании только внутриклеточного, внутригеномного рассмотрения. Существенна роль системы — популяции, разновидности,..., одинаковость в которой служит основанием для зачисления фрагмента ДНК в классические.

Для той же надорганизменной системы можно выделить *балансовую компоненту* генома, по которой наблюдается значительная гетерогенность и гетерозиготность. Балансовые компоненты в пределах этой системы перекомбинируются в процессе размножения.

Можно предполагать, что значительная часть различий, существующих в балансовой компоненте, почти селективно нейтральна, т. е. не оказывает сильного влияния на жизнеспособность и успех в размножении. Вы можете тут же возразить, вспомнив серповидноклеточную анемию. Но есть ли другие примеры? Увы: «бесполезно выставлять и без того заезженного старого Буцефала — серповидноклеточную анемию — в качестве доказательства однолокусного гетерозиса (повышенной приспособленности гетерозигот). Всем, кто много лет занимается генетикой, уже надоела серповидноклеточная анемия, и они несколько озадачены тем, что это единственный достоверный случай сверхдоминирования» [62, с. 204].

Есть в балансовом фонде и рецессивные мутации, которые в гомозиготном состоянии могут принести вред несущему их организму. Их существование подобно паразитизму.

Можно усмотреть аналогию разбиения на основную и факультативную компоненты с разбиением на классическую и балансовую. Балансовая тоже в состоянии играть роль оперативной памяти, в которой происходят испытания новшеств, а классическая — роль долговременной. Так, например, пусть в балансовой компоненте длительное время существует однолокусный гетерозис, как в случае с серповидноклеточной анемией. Тогда один из сценариев дальнейшего развития событий в принципе может выглядеть так. В силу случайных хромосомных перестроек нормальный и мутантный участки ДНК (гены) оказываются сцепленными в одной хромосоме и при этом оба участвуют в синтезе. Носители такого спаренного участка получают все преимущества гетерозигот, которые однако, не отягощены постоянным выщеплением менее жизнеспособных гомозигот — повышенной смертностью потомков. В результате со временем вся популяция будет завоевана новым «спаренным геном» и он войдет в классическую компоненту.

Еще одно возможное разделение: на ДНК, *полезную* для организма, и на *эгоистичную* (паразитическую). В настоящее время к эгоистичным фрагментам ДНК относят многие элементы, которые не кодируют вроде бы никаких белков или РНК, полезных для клетки, а «заняты» исключительно собственным воспроизводством и мало влияют на фенотип [108, 120].

Часть фрагментов эгоистичной ДНК имеет вирусное происхождение. Эти фрагменты являются довольно точными аналогами паразитов. Возможна и двойственная гипотеза: часть эгоистичной ДНК представляет собой вирусов на начальной стадии их образования (в рамках представления: «вирусы суть взбесившиеся гены», по крайней мере некоторые вирусы).

Независимость фенотипа от эгоистичной ДНК является сильной идеализацией. Совместная эволюция паразита и хозяина ведет либо к взаимной полезности и к симбиозу, либо к повышению заразности паразита или его способности к длительному автономному сохранению. В результате автономизации от одного хозяина паразиту становится почти безразличен (с точки зрения эволюционных выгод) вред, наносимый хозяину. Конечно, это только

идеальные типы эволюции паразитизма. Реальность разыгрывается где-то между, неся, возможно, черты всех типов и обязательно нечто сверх того.

Естественно ожидать, что в классической компоненте преобладает полезная ДНК, а эгоистичная сосредоточена в балансовой. Это ожидание не вполне оправдывается. Некоторые части ДНК, относимые ныне к эгоистичной, слабо меняются в пределах вида. Эгоистичную ДНК пытаются использовать в геносистематике в качестве эволюционного маркёра. Таким способом, например, мартышку-гусара признали, наконец, мартышкой, хотя обычно к мартышкам не относили — слишком значительны внешние отличия.

Итак, выделены четыре разбиения ДНК:

1) ядерная — цитоплазматическая (для эукариотов);

2) основная — факультативная (и сопутствующее подразделение функций в эволюции: долговременная память — оперативная память);

3) классическая — балансовая (в рамках данной надорганизменной системы);

4) полезная — эгоистичная (паразитическая).

Вряд ли стоит говорить о возможности однозначно провести эти разделения, за исключением разве что первого.

Основания у разбиений сильно различаются. Первое проведено по месту в клетке и основывается на представлении о существенно различных функциях ядра и цитоплазмы. Еще не затихло эхо дискуссий на тему: кто «главнее», ядро или цитоплазма?

Сейчас ясно, что важно и то и другое, вопросы так ставить нельзя. Но надолго ли ясно? Специализация в современной науке столь велика, что на изучение каждого маленького кусочка живого тратятся сотни и даже тысячи жизней. Трудно всецело отдаваться исследованию, не считая свой предмет особо важным. Тут как в любви, и точно так же вряд ли стоит доказывать всем преимущества своего предмета перед другими. Впрочем, в древности рыцари пытались доказывать красоту своих возлюбленных силой оружия. Побеждала в таких доказательствах, однако, сила, а не красота.

Второе разбиение с выделением в ДНК систем оперативной и долговременной памяти связано с классической проблемой: возможна ли целесообразная изменчивость? Предполагается, что факультативная компонента может приспособительным образом меняться в течение одной жизни, например, за счет умножения тех генов, что ра-

ботают наиболее активно — этот эффект наблюдается в экспериментах. В таком случае понятно, как могут приобрести целесообразность изменения основной компоненты. В ответ на воздействие среды организм модифицируется, меняя в частности, факультативную компоненту. Если это продолжается достаточно долго, то за счет обмена генами, который идет и между элементами клеток, и между клетками, происходят изменения в основной компоненте — приобретенные признаки переходят в наследуемую форму.

Такая модель *«генетического ламаркизма»* [34] отличается от примитивных схем наследования приобретенных признаков, как ядерная физика от алхимии — обе занимались превращением элементов, но по-разному.

Конфликт между генетикой и ламаркизмом имеет бурную историю [16]. Сложно сказать, чего там больше — драмы идей или драмы людей. Слишком часто этот конфликт выходил за рамки науки. Заслуженно победившие генетики тоже, увы, не всегда могут удержаться в рамках научной дискуссии, навешивая на идею наследования приобретенных признаков различные идеологические ярлыки: идеализм, антидарвинизм и даже где-то родственник расизму и реакции [29, с. 256].

Из того, что примитивные модели «наследуется всё благоприобретенное» неверны, не следует, что вообще невозможна целесообразная изменчивость. А мерзости лысенковщины — подтасовка и прямой обман, замена научной дискуссии политической борьбой и доносами — лежат вне науки. Именно вне, но в результате линия Ламарка в биологии сильно скомпрометирована. Это, увы, тоже эхо лысенковщины.

Полезно помнить о ситуации с цитоплазматической наследственностью. Она отрицалась вместе с ламаркизмом, а теперь является общепризнанным фактом [63]. Важно, что далеко не все признаки передаются через цитоплазму, и точно так же далеко не все приобретенное может наследоваться. Скорее, это редкое явление, если сравнивать со всем объемом благоприобретений и со всем объемом наследования. В примитивных оппозициях «все или ничего» здесь неправы обе стороны.

Кстати, если в ходе эволюции возникает механизм целесообразной изменчивости, то он должен подхватываться отбором — его носители будут иметь преимущества в выживании и размножении.

Попытка выделить в ДНК системы оперативной и

долговременной памяти по своему значению, конечно, шире, чем приведенный набросок генетической схемы, по которой могли бы наследоваться некоторые приобретенные признаки.

Выделение классической и балансовой компонент вызвано оппозицией между классическими и балансовыми моделями. С другой стороны, при этом были использованы данные о наличии в ДНК фрагментов, неизменных для больших групп организмов. Чтобы провести такое разбиение, важно определить, с какой точностью требуется «неизменность» от классической компоненты. Взятая грубо, в основных чертах, классическая компонента будет обширнее, чем при более детальном рассмотрении.

Деление ДНК на полезную и эгоистическую снова имеет в своем основании противоречие между классическими и балансовыми моделями. Ведь основанием для рассуждений о целесообразном строении организма, о выгоде и пользе для него служат классические модели дарвинизма. Согласно балансовым моделям оптимизирующимися единицами являются гены точно так же, как по классическим — особи (и точно так же не просто порознь оптимальны, а совместно оптимальны — каждый в присутствии других).

Аналогия между оптимальностью особей и оптимальностью генов ведет к аналогии геном — биоценоз, которая нашла выражение в термине *«геноценоз»*. Такой взгляд приводит в генетику опыт, накопленный экологией, и, в частности, классификацию экологических взаимодействий. В четвертом подразделении используется аналогия с взаимодействием паразит — хозяин. Экологическое моделирование внутриклеточных отношений — новая зарождающаяся область. К ее созданию призывал Р. Б. Хесин в своей фундаментальной сводке «Непостоянство генома» [108].

Теперь — вопрос об инвариантах. С позиций молекулярной биологии он может звучать так: какие части ДНК передаются в цепочке поколений как одно целое? Напомним, что это «передаются как одно целое» включает в себя ряд оговорок: с заданной точностью, на протяжении заданного времени, в заданном диапазоне условий.

Как назвать эти инварианты? Вроде бы для них есть имя — гены. Но в традициях генетики определять ген и как единицу функции [29, с. 355—356]. Не всегда замечают, что в определениях гена склеивается три единицы: функции, воспроизводства и материала (кусочек ДНК).

Иногда отдельные генетики выступают с заявлениями по этому поводу: «Ген — не только кусок ДНК, он единица функции, в нем участвует вся система клетки». Это пока остается фразой, потому что учитывать всю систему клетки сейчас невозможно — для этого нет средств и неясно, откуда их брать. Нет ни устоявшихся идеализаций, ни специального языка. Наиболее бесхитростные генетики сваливают функционирование, воспроизводство и кусочек ДНК в одну кучу, называя это геном.

Сказанное не означает, что проблема «ген в клетке» не затрагивается современной наукой. Напротив, здесь сосредоточена масса усилий. Эту проблему разрабатывают в первую очередь как проблему взаимодействия в ходе различных процессов: синтеза белка, воспроизводства, починки случайных повреждений и т. п. Выделяют в материале клетки различные подсистемы и изучают их взаимодействие в этих процессах. Как хромосомный ген влияет на своего собрата, как взаимодействуют ядро и цитоплазма, каковы связи генома органелл с ядром...? Проводят тонкие эксперименты, например, пересаживают ядро из одной клетки в другую, из соматической — в яйцо, от одной разновидности амёб — к другой [126]. И действительно находят сильное взаимовлияние, а иногда и объяснения наблюдаемым эффектам.

Что за единицы нужны нам для обсуждения идеи оптимальности и естественного отбора? В моделях отбора участвует ген — единица воспроизводства. С этой точки зрения вся классическая компонента ДНК выступает, например, как одна частица, хотя она наверняка подразделена пространственно и несет много единиц функций при обычном определении последних [29]. Единицей функции считаются, например, структурный ген — *цистрон*, кодирующий белковую молекулу, и акцепторный ген — место прикрепления к ДНК регулирующих молекул белка или РНК.

На достаточно больших временах нельзя пренебрегать рекомбинацией цистронов из балансовой части ДНК. Они могут обмениваться фрагментами. Поэтому единица воспроизводства может быть в материале ДНК и больше, чем единица функции, и меньше. Многое определяется, кроме всего прочего, временем рассмотрения.

Исходно передаваемые по наследству единицы функции были определены в генетике без обращения к макромолекулам, а с помощью анализа признаков. Попытаемся же воспарить, оторвавшись от материала ДНК, и определить

единицу воспроизводства, а потом поискать ее в различном материале.

Если в определении «снизу», от материала наследственности всегда есть риск что-нибудь упустить, то встречное определение «сверху» может охватить и что-нибудь такое, что потом будет признано лишним.

Итак, пойдем по встречному пути. В первом приближении полагаем: *наследуемая единица* — то, что в естественных условиях передается из поколения в поколение, от родительских организмов потомкам, мало изменяясь.

Замечание: так может получиться, что любая часть наследуемой единицы тоже является наследуемой единицей. Поэтому «определение» надо дополнить условием максимальности: «и не является частью другой такой единицы». Словосочетание «является частью» при дальнейшем анализе заведет нас в огромный провал. Чтобы выбраться из него, потребуется более последовательная формализация. Остановимся поэтому на таком приближении.

Необходимо ввести время T, в течение которого рассматриваемые наследуемые единицы мало меняются, и сформулировать, что такое «малость изменений». «Мало меняются» значит: изменения либо редки, либо несущественны и за время T не успеют заметно накопиться. В конкретных случаях это смутное представление должно уточняться и получать количественную формулировку.

Масштаб времени T очень важен. Его можно назвать *временем отбора:* на протяжении T меняются поколения, одних наследуемых единиц становится больше, других — меньше, но их совокупность (список) не увеличивается, новых практически не появляется, точнее, вероятностью того, что появятся существенно новые единицы, можно пренебречь.

Начнем со стандартных примеров наследуемых единиц, имеющих очевидные аналоги в материале ДНК. В первую очередь это снова фрагменты ДНК, передаваемые потомству как единое целое в том смысле, что их изменениями на данном времени T в заданном диапазоне условий можно с заранее фиксированной точностью пренебречь.

Количество, размеры, характерная форма хромосом также передаются по наследству. Описание особенностей хромосомного набора называется *кариотипом.* Различные элементы кариотипа являются наследуемыми единицами. Число и форма хромосом могут сохраняться и при изменении генов. С другой стороны, одни и те же гены («кусоч-

ки ДНК») могут находиться в хромосомах различной формы, при различном их числе.

Число хромосом наследуется обычно очень хорошо — для него характерное время T наверняка больше, чем для отдельных генов. Что же касается остального кариотипа, то чем детальнее составлено описание, тем меньше для таких единиц будет соответствующее время T, тем быстрее изменчивость осилит передачу по наследству.

От выбранной точности зависит, какие единицы на данном масштабе времени считать наследуемыми! В первой главе мы уже говорили о существующей в биологии иллюзии «присутствия всего объекта». Возможно, что именно эта иллюзия часто мешает признать зависимость выявляемых структур от точности рассмотрения. А без учета такой зависимости и без явного введения представлений о точности и ошибке невозможно построить развивающуюся систему моделей, постепенно охватывающую объект. Схватить же сколько-нибудь адекватно и полно объекты теории эволюции с помощью одной модели вряд ли удастся.

Теперь — несколько более странная единица. Наследуется принадлежность к репродуктивно изолированной группе: популяции, разновидности,.... Характерное время здесь определяется степенью изолированности (которая редко бывает полной). Оно зависит от ответа на вопрос: на каких временах притоком новых особей и скрещиванием с «посторонними» можно пренебречь?

Эта наследуемая единица имеет своим аналогом в ДНК классическую компоненту, соответствующую данной группе, но связь между ними не обязана, конечно, быть взаимно однозначной.

Если у некоторых живых существ потомки селятся обычно недалеко от предков, можно говорить о наследовании места жительства. Если при этом воздействие особи на среду или на других особей простирается достаточно далеко (велик радиус поисковой или охотничей активности или т. п.), то отбор по месту жительства приведет к созданию достаточно редких поселений. Отобранные места жизни образуют совместно оптимальную систему.

А вот совсем экзотический пример. В качестве наследуемой единицы может выступать и *фаза клеточного деления*. Пусть в данных условиях для некоторых микроорганизмов период деления примерно постоянен. Обозначим его τ. Если клетка разделилась в момент времени t, то ее потомки разделятся в момент $t+\tau$, следующее деление

произойдет еще через интервал τ и т. д. Дробную часть t/τ можно назвать фазой деления. Она будет одинакова для клетки и всех ее потомков, пока не накопится заметная ошибка за счет разброса в периодах.

«Отбор» по фазе может приводить к *автосинхронизации деления* [35]: если в начальный момент в системе много микроорганизмов с большим числом различных фаз, то со временем выживает небольшой набор фаз — может быть, одна. Если автосинхронизация деления не происходит, то можно попытаться вызвать ее периодическим воздействием [88].

Не исключено, что периодические приступы некоторых инфекционных болезней вызваны именно отбором по фазе деления (размножения), идущим среди их микроскопических возбудителей. Синхронное размножение возбудителей (или одновременное изменение их состояния) и вызывает приступы. Дополнительное синхронизующее воздействие может оказывать изменение среды в суточном ритме (день — ночь — день ...).

Интересный и важный пример наследуемых единиц дают состояния так называемых *генетических триггеров*. В 1961 году известные исследователи Ж. Моно и Ф. Жакоб предложили схему наследственной передачи информации об активности генов. Пусть в молекуле ДНК есть два участка — оперона, каждый из которых отвечает за синтез группы белков. Предположим, что некоторые белки, синтезируемые с помощью первого оперона, оказывают регулирующее влияние на считывание информации со второго и обратно.

Нетрудно представить такую ситуацию, когда один оперон выключает другой и, следовательно, активным может быть только один из них. Информация о том, какой оперон активен, может передаваться от клетки к клетке, от родителей — потомкам, пока в результате случайности или специфического внешнего воздействия не произойдет переключение триггера, после чего активным станет другой оперон и это снова будет передаваться из поколения в поколение до следующего переключения.

Гипотеза Ж. Моно и Ф. Жакоба о существовании генетических триггеров выглядит довольно правдоподобно, особенно, если учесть наличие у многих организмов большого числа «молчащих» генов. Есть эксперименты, укладывающиеся в эту гипотезу [126], но сих пор все же неясно, насколько важны генетические триггеры и их аналоги (триггер только простейший вариант наследуемого режи-

ма функционирования системы считывания генетической информации и синтеза белка).

Наследуемая единица — состояние генетического триггера. На первый взгляд, существует отличие единицы-состояния от единицы-гена, кажущееся очень значительным. Ген представляется как часть молекулы ДНК и может рассматриваться как частица. Осмыслен, например, вопрос: из чего состоит ген? Состояние не является ни частицей, ни «вещью» в обычном понимании этого слова. Тем не менее, с точки зрения, определяемой процессом воспроизводства, ген-частица и передаваемое по наследству состояние стоят в одном ряду наследуемых единиц.

Человека, знакомого с физикой, это не должно сильно удивлять. Есть *реальность частиц* воды, а есть *реальность* бегущей по воде *волны*. Волна является не «вещью», а состоянием движения, процессом, а не субстратом. Но от этого она не становится менее реальной, чем молекула воды.

Если уже говорить точно, то наш организм постоянно обновляет свои составные части и с этой точки зрения более похож на волну, чем на «вещь». Реальность Жизни ближе к реальности волны, бегущей по неравновесной среде, чем к реальности отдельной частицы. Еще уточняя, заметим, что где-то на вершине формализма квантовой физики различие между частицей и квазичастицей — состоянием движения многих частиц — становится весьма условным. В записных книжках И. А. Полетаева набросок «программы построения теории жизни» *начинается с тезиса*: «Жизнь есть процесс, а не состояние».

Успехи молекулярной генетики во многом связаны представлением о том, что единицы наследственности можно вынуть из процесса жизни и рассматривать как вещество. Эта точка зрения оказалась очень плодотворной, но и ограниченность ее очевидна. Отбрасывается важная возможность — не допускаются к рассмотрению наследуемые единицы, неразрывно связанные с процессом жизни и разрушающиеся при его остановке, так сказать, динамически существующие единицы. Идея о возможности таких единиц была высказана Ю. А. Филипченко в 1929 г. После успеха Моно и Жакоба в развитии этой идеи приняли участие многие исследователи: Б. Мак-Клинток, Р. Н. Чураев и другие (см. обзор М. Д. Голубовского [34]).

Но является ли состояние генетического триггера чисто динамической единицей? Ведь его передача по наследству от клетки к клетке может быть представлена просто как

передача молекул-регуляторов, посредством которых включаются и выключаются опероны. Ну и что? Чисто динамическая единица, не оставляющая никакого следа в материале клетки, наверняка чрезвычайно редкое явление. Вот разве что фаза клеточного деления при постоянстве периода. Если, скажем, период деления — час, то она есть положение минутной стрелки в момент деления. Но этот пример вряд ли имеет общебиологическое значение.

И все же регуляторная молекула есть только сигнал выключения, а не полноценный эквивалент единицы-состояния. По этой молекуле невозможно «прочитать» что-нибудь существенное о признаках, связанных с триггером. Она существенно дальше от исполняемой функции, чем, например, ДНК. Точнее, конечно, говорить о передаче единиц-состояний, *«эпигенов»*.

Но передается не только эпиген-состояние триггера или более сложной системы связей, но и сам триггер, сама система связей. Отсюда возникает представление о наследуемых единицах-механизмах. В первую очередь к ним можно причислить различные механизмы взаимодействия генов (те же триггеры, например). Отношение единиц-механизмов к единицам-состояниям напоминает связь кариотипа (числа, строения и формы хромосом) с генотипом в классической генетике.

Может быть так, что меняются состояния, изменяются генетические тексты, а механизм живет и функционирует так же, как некоторые детали кариотипа сохраняются при изменении генов. Эту параллель кариотип — механизм можно продолжить и далее. Ведь структура хромосом во многом определяет то, как проходят кроссинговеры, в ходе которых хромосомы обмениваются участками. Поэтому можно попытаться определить наследуемые механизмы кроссинговеров и расшифровывать структуру хромосом как составную часть этих механизмов.

Мы говорим: «можно попытаться определить», «можно причислить» и т. п. Почему так осторожно, а не просто: механизмом называется...? Дело в том, что нет еще установленного наукой способа описания для этих механизмов. Мы отказываемся здесь от попытки забежать вперед и зафиксировать какой-либо один способ описания. Нужно обрисовать рамку. Для этого привлечем аналогию из смежной области.

Центральное понятие химической кинетики — механизм реакции. Он «душа» химической системы и, увы, почти так же, как и душа, очень трудноуловим. Формаль-

по механизм задается списком идущих элементарных реакций. Например, для горения водорода таких реакций более тридцати: $H_2 \rightarrow 2H$, $H+O_2 \rightarrow OH+O$, $O+H_2 \rightarrow H_2O, \ldots$ Остановим реакцию и сосредоточим свое внимание на структуре. Есть вещества — и нет реакции. Накоплены знания, которые по деталям структуры позволяют угадывать особенности механизма, но догадки эти неполны и несовершенны.

Если найден механизм реакции, то это еще не все. Нужно для всех элементарных реакций определить константы скорости, с помощью которых для каждого состояния системы можно вычислять скорости реакций.

Но и это еще не все. Химическая система куда-то движется. Существуют внешние воздействия на нее — потоки тепла и веществ и, кроме того, идут реакции. Куда и как движется система? На этот вопрос тоже надо отвечать. Одна из форм ответа — описание устанавливающихся режимов — стационарных состояний, а может быть и колебаний.

Итак, четыре этапа: список веществ, механизм реакции, константы скорости и установившиеся режимы,— всё это надо определить.

Динамическая теория наследственности делает первые шаги. Так или иначе она выработает свои аналоги или замены описанных четырех этапов добывания кинетических знаний. Необходимо повторить путь генетики в кинетическом аспекте.

Среди специфических особенностей динамической теории наследственности, выделяющих ее среди прочих кинетических дисциплин (физической кинетики, химической кинетики,...), есть одна, которая нам кажется главной. Очерчиваются, конструируются наследуемые единицы, те, что передаются из поколения в поколение и подвергаются отбору. Динамика есть во всей кинетике и ее уроки генетика осваивает. Но воспроизводство и отбор — это уже свое. В других областях эти свойства, если и всплывают, то лишь как интересные аналогии и приближения.

До сих пор речь шла вроде бы о молекулярно-генетическом описании динамических единиц. Генетический триггер был сразу представлен как молекулярная конструкция. Это отчасти иллюзия — многие молекулярные детали функционирования эпигенетических систем неясны. Разговор ведется на особом, промежуточном языке, содержащем слова: «реагирует, выключает, включает».

Можно расшифровать их, погружаясь все глубже в мо-

лекулярные механизмы. По ходу этого движения ясные вроде бы «выключает и включает» могут приобрести несколько смыслов: как выключает, как включает? Способов может быть много. Помимо регуляторных связей белок — ДНК возможны взаимодействия РНК — РНК, РНК — ДНК, ДНК — ДНК... . И сразу вопросы: что за белок, что за РНК, что за ДНК? И т. д., и т. п. Интереснейший путь, в который можно погружаться всю жизнь.

Есть и другой путь. Мы уже отказались искать любую наследуемую единицу в структуре материала — контрпримерами к такому поиску являются эпигены (единицы-состояния). Можно отказаться и от описания детальных механизмов тех процессов, в которых существует данная единица, и оставить только вопросы о ее функциях и вызываемых ими биологических эффектах. Это не означает, что знание молекулярных механизмов не нужно. Просто возникает потребность еще в другом уровне описания и изучения.

Трудно однозначно определить, что такое функция. Например, функция желудка — это выделение пищеварительных соков или денатурация и начальные стадии переваривания белков? Предлагая различать структуру, функцию и эффект, А. М. Уголев пишет: «сейчас терминология, касающаяся функций и эффектов, неточна ...» [101, с. 180]. Мы выделили материал и его структуру, процессы, механизмы, по которым эти процессы организованы в материале, и вот, наконец, добрались до функций, а там уже недалеко до биологических эффектов — влияния на выживание и размножение (кого? особей? наследуемых единиц? надорганизменных систем? с этим будем разбираться далее).

Попытаемся построить примеры функционально заданных наследуемых единиц. Вот, скажем, управление доминантностью и рецессивностью. При смене условий может произойти переключение, начинают проявляться рецессивные признаки. Представим себе систему, которая осуществляет это переключение. Она должна в ответ на изменения среды регулировать выраженность признаков.

При таком описании неважно, на каком уровне происходит регуляция: ведется ли управление синтезом каких-либо молекул или действием этих молекул на химические реакции либо мишени, «выполнена» такая управляющая система в виде отдельного блока или является автоматическим побочным результатом другой системы и т. д. Последнее проявится в эффектах типа сцепления.

Если такая система управления передается по наследству, то вот и проект наследуемой единицы. Проект, потому что еще не выяснены группы сцепления, а по нашему определению требуются максимальность единицы воспроизводства: «то, что передается, как одно целое, и не является частью другой наследуемой единицы».

В 1974 г. было введено представление о механизме SOS-репарации. Это еще один пример единицы функции. *Репарация* — починка дефектов в ДНК. Дефекты возникают как под действием внешних факторов (облучение, химическое повреждение, перегрев, ...), так и из-за внутренних случайностей (ошибки при удвоении ДНК и т. п.). Сигнал бедствия SOS знаком всем.

Явление SOS-репарации заключается в том, что в ответ на увеличение в клетке количества поврежденной ДНК резко повышается интенсивность мутаций. Предполагается, что это не банальное следствие повреждений, а результат включения специальной системы. Эта система и представляет собой функциональную наследуемую единицу SOS-репарации.

Существуют экспериментальные данные, свидетельствующие в пользу наличия такого механизма у бактерий [95, 108]. Проясняются молекулярные основы его действия.

Имеются также данные [43, 118], что и у млекопитающих стрессовые нагрузки могут увеличивать генетическую изменчивость потомства. В первую очередь это изменчивость рекомбинационная: усиливается перетасовка генетического материала, измельчаются наследуемые единицы, уменьшается время их жизни.

А вот пример, касающийся функционирования факультативной компоненты генома. Умножение активно работающих генов — важный элемент современных гипотез о возможных путях направленной изменчивости. Наличие этого эффекта подтверждено тщательным экспериментом. Система, обеспечивающая такой эффект, тоже может рассматриваться как претендент на роль наследуемой единицы. Кстати, в молекулярной основе этой системы, нарушающей отчасти положение о ненаправленной изменчивости, лежит, вероятно, другой нарушитель — обрушивший центральную догму (ДНК→РНК→белок) процесс обратной транскрипции, переписывания ДНК с РНК. Если ген работает интенсивно, на нем синтезируется много матричной РНК, некоторые молекулы этой РНК могут быть «обратно переведены» в ДНК. Фермент, который осуществляет перевод, продуцируется с помощью вирусных ге-

пов или некоторых прыгающих генетических элементов. Может, в этом и состоит их значение для организма в эволюции?

Следуя за основной темой главы, мы приводили примеры функционально-генетических единиц. Возможны и другие. Более того, традиционно, говоря о функциях, имеют в виду физиологию.

Система кожного дыхания у амфибий — наследуется, способность летать — наследуется, наличие системы симбионтного пищеварения с участием микрофлоры кишечника тоже наследуется. Примеров не счесть.

Выделение функциональных единиц во многом аналогично классической генетике признаков (а не молекулярных генов). Для анализа популяций была даже введена элементарная единица фенотипа, элементарный признак — «*фен*»[128]. Правда, фенетика чаще всего имеет дело с легкообнаружимыми морфологическими особенностями, а не с функциональными единицами. Было бы очень важно повторить фенетику функционально, с выделением элементарных единиц функции.

Близким по функции единицам вовсе не обязательно соответствуют похожие молекулярные («интимные») механизмы. Широко распространено в мире живого явление *конвергенции:* близкие ниши заполняются организмами с похожими приспособлениями. Похожими, но не всегда родственными. Кит и дельфин — не рыбы. И у функциональных единиц должны проявляться эффекты конвергенции.

Функциональная наследуемая единица не есть орган. Органы мультифункциональны, имеют много функций. Этот принцип был сформулирован А. Дорном еще в 1875 г. [42]. В процессе эволюции функции могут передаваться от одних органов другим, а побочные функции становиться основными, одни функции приобретаются, другие — утрачиваются.

Экстремальным выражением одной из функциональных точек зрения могут служить слова П. К. Анохина: «Биологу в широкой степени безразлично, каким сочетанием структур и какой архитектурой физиологических процессов обеспечивается данная функция, лишь бы только она успешно приспосабливала животное к внешним условиям и позволяла ему идти по пути прогрессивной эволюции» [3, с. 135].

Это только одна из крайностей. В физиологии их может быть, как минимум, две. Еще в 1909 г. Кейт Люкас,

анализируя дискуссии великих биологов XIX века, предложил для каждого элемента функционирующей системы (он имел в виду в первую очередь клетки) различать *функциональную способность* и *функциональное поведение* [52].

П. К. Анохин объявляет главным функциональное поведение, которое может достигаться за счет соорганизации различных по своим способностям элементов. Этот акцент для автора теории функциональных систем — теории целесообразной соорганизации — очень важен. Кейт Люкас, разделив способность и поведение, выделяет как главное способность. Способности элементов он полагает одинаковыми, если одинаковы их реакции на одинаковые стимулы. (Нам такое определение кажется очень удобным местом для демонстрации той роли, которую точность и детальность рассмотрения играют в формировании биологических понятий: с какой точностью и в каких отношениях реакции и стимулы полагаются одинаковыми? Ясно, что полностью они совпадать не могут. Различными уровнями точности и детальности порождаются и различные классификации способностей.)

Что важнее: способность или поведение? Вообще так ставить вопрос нельзя — естественный ответ тоже является вопросом: для чего важнее? Для выживания отдельной особи — скорее всего, поведение, хотя и это не абсолютно, ведь без некоторого достаточного набора способностей оно невозможно. Что же касается прогрессивной эволюции — то тут вообще нет даже намека на однозначность. Эволюционируют способности элементов, создавая новые возможности для соорганизации, для поведения. С другой стороны, новые формы поведения создают новые условия для отбора среди организмов, несущих разные способности.

Такое разделение на функциональные способности и функциональное поведение вынуждает ввести два класса функциональных наследуемых единиц. Один — для способностей, другой — для поведения. Интересная деталь: и особенности структуры, и характеристики элементов оказываются в одном ряду наследуемых единиц. С этим мы встречаемся не впервые. Кариотип и генотип, механизмы генетической организации генома, гены и эпигены — эти примеры во многом аналогичны. В одном ряду стоят наследуемые единицы, которые в других отношениях (за исключением воспроизводства) далеко не однотипны и даже подчинены друг другу как система и состояние, элемент и структура и т. п.

Примеры единиц поведения: системы SOS-репарации и умножения активных генов, летание и порхание, легочное дыхание и все то же симбионтное пищеварение. А вот пример, вошедший во многие руководства ввиду своей забавности. Есть рыбка — брызгун, которая, выплевывает в воздух струйку воды, сбивает насекомых для своего пропитания. Наличие такого способа добывания пищи тоже может рассматриваться как единица поведения.

Теперь единицы-способности. Для летания и порхания (планирования) это — наличие крыльев или перепонок или еще чего-нибудь в этом роде. Для экзотической рыбки — способность точно плеваться (соответствующее устройство различных органов). Для системы умножения генов — наличие в клеточной ДНК элементов, кодирующих ферменты обратной транскрипции.

Современная «физиология способностей» работает в основном на клеточном уровне. Тут способности состоят в том, что на определенные сигналы (чаще всего химические) клетки реагируют определенным образом (часто — тоже химическим, синтезируя или выделяя различные вещества). Поведение здесь заключается в определенной системе взаимной регуляции, в результате которой какая-то часть способностей реализуется и организм в своей жизни становится тем, что он есть.

Условность и неабсолютность резкого разграничения поведения и способностей становится ясной при рассмотрении индивидуального развития. Способности элементов складываются в ходе этого развития как результат поведения — дифференцировка клеток во многом зависит от их взаимодействия. Конечно, потенциальное разнообразие способностей предопределено наследственностью, но какие из них и как станут реальностью, зависит от функционального поведения клеток в процессе развития.

Можно было бы сказать так: в индивидуальном развитии способности складываются, а потом идет поведение при заданных способностях. И так и не так. Модель «развитие — нормальная жизнь — старение — смерть», которой мы все пользуемся, все же упрощает реальность (как и положено модели). «Большие биологические часы» не останавливаются от оплодотворения до смерти, и те же процессы, которые мы в более простой модели определяем как ответственные за развитие, ведут нас всю жизнь и приводят к старению и смерти [39].

Это еще одна модель, и она представляется более плодотворной. С такой точки зрения поведение изменяет спо-

собности, способности выражаются в поведении, цикл замыкается и так далее, до конца. Можно, конечно, ввести два масштаба времени: время акта поведения и характерное время изменения способностей. На начальных стадиях индивидуального развития они близки, а потом различия между ними нарастают.

Существенную роль в разделении физиологических способностей и поведения играет пространственный масштаб: способности макроскопического уровня суть результат поведения на микроскопическом уровне, способности органов создаются поведением клеток.

Чтобы лучше разобраться с функциональными наследуемыми единицами, попытаемся понять, как строятся для них модели типа «отбор по признаку» — кирпичики и предварительные шаги эволюционных моделей (основы и азы).

Чтобы построить такую модель, надо формализовать тот выигрыш для своего воспроизводства, который несет функционирование единицы, и, с другой стороны, описать «цену», которую платит организм за осуществление функции или за создание способности.

Признаком, по которому идет отбор, является *интенсивность*, с какой выполняется функция или выражена способность. И выигрыш, и плата зависят от этой интенсивности. Итак, функциональная наследуемая единица обычно имеет двойное выражение — качественное описание плюс число — интенсивность. До этого о числе речи не было, а при попытке моделирования оно сразу появилось. Не одна наследуемая единица соответствует функции, а сразу по меньшей мере отрезок взаимоисключающих возможностей.

При чрезмерной интенсификации функции выигрыш уже не будет заметно увеличиваться (может быть, даже уменьшится), а плата сильно возрастет. При малых интенсивностях, напротив, плата может расти медленнее, чем выигрыш. В этом случае существует оптимальная интенсивность. Если же на всем интервале возможных интенсивностей выигрыш растет медленнее, чем плата, то оптимален отказ от функции — нулевая интенсивность.

И выигрыш, и плата должны измеряться в одних единицах. Лучше всего — в коэффициенте размножения. Но это не всегда удается. Тогда на помощь приходит представление о ресурсах: функция доставляет ресурс организму, но при этом на нее тоже тратится ресурс. В простейших моделях ресурс один, измеренный, например,

энергией. Наконец, можно рассматривать систему со многими ресурсами: энергия, различные вещества и т. д.

Первая встреча с платой за функцию произошла у нас в главе «Отбор по признаку». Помните, случайное образование защитных приспособлений и плата за это — меньшее количество потомков у защищенных особей, если, конечно, среда не агрессивна.

Сложнее, чем для поведения, обстоит дело с платой за способность. Конечно, способность надо поддерживать и тратить на это ресурсы. Но как учесть затраты на нее в ходе индивидуального развития? А ведь они могут быть существеннее расходов на поддержание.

Есть такой прием — считают, что каждая способность может усиливаться только за счет других. Чтобы формализовать это утверждение, вводится *«вектор интенсивностей»* — набор интенсивностей выражения для всех способностей. Утверждается, что множество всех возможных значений этого вектора ограничено и в соответствующем многомерном пространстве вводится его граница. Она называется *множеством Мэтью — Кермака* [90]. Увы, в этом случае не удается исследовать отбор по одному признаку — связи между ними заставляют изучать отбор на многомерном множестве Мэтью — Кермака. Биологически выделен случай, когда развитие способностей достигается из-за больших затрат на потомство (как у млекопитающих).

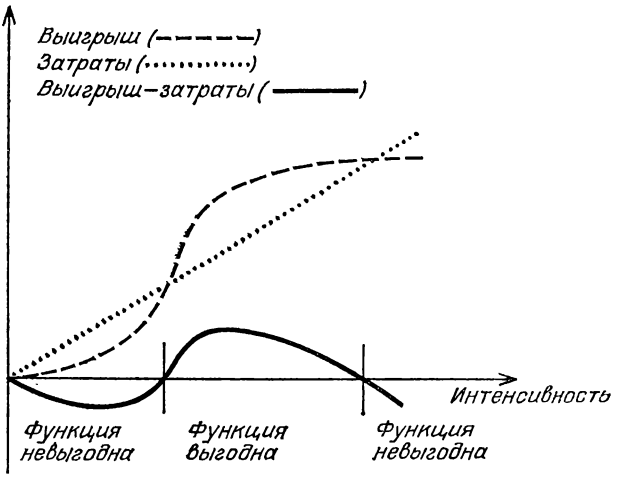
С точки зрения, определяемой эволюцией функций, важен вопрос: дает ли рассматриваемая функция какие-либо преимущества, превосходящие затраты на нее при малых интенсивностях проявления. Если да, то тогда она может развиваться и достигать своего оптимального выражения. Если нет, то возникнуть «с нуля» она не может.

Пожалуй, наиболее интересна ситуация, когда функция выгодна (выигрыш превосходит расход) только при средних интенсивностях. Это весьма вероятно. Кому нужны, например, микродозы пищеварительных соков? Они могут приобрести значение только с конечных, отдаленных от нуля количестве и активности. А «чуть-чуть плеваться» брызгуну совсем не нужно. Затраты же и при малых интенсивностях им пропорциональны.

Возникновение новых функций, начиная со сверхмалой их интенсивности, кажется маловероятным. Соотношения выигрыша и затрат в зависимости от интенсивностей имеют, скорее всего, вид, представленный на рисунке. Это, конечно, гипотеза, но она кажется очень

правдоподобной. Контрпримеры к ней из физиологии нам неизвестны.

В силу сказанного приобретает особое значение явление *преадаптации* [28]. Способность наращивается до некоторого порога как побочный эффект другой функции и лишь после прохождения порога становится «выгодной», подхватывается поведением, а потом и отбором. По-другому вроде бы обычно и быть не может, разве что



крупная мутация случайно сразу создаст новую систему. Полностью пренебрегать такой возможностью нельзя, хотя она кажется менее вероятной. (Но кто измерял эти вероятности?)

Соотношение между эволюцией способностей и функционального поведения представляется в первом (или даже «нулевом») приближении так. За счет малых вариаций и отбора (а, может быть, при участии процессов направленной изменчивости) идет «адаптогенез», совершенствование имеющихся функций. Новые способности накапливаются коррелятивно (по ходу) и «способностями», строго говоря, пока не являются — что это за способности без функционирования? Начиная с некоторого порога интенсивности своего проявления, способности начинают сначала случайно, а потом (отбор идет!) все чаще включаться в подвижные системы функционирования — появляется новая единица поведения. Она изменяет ситуацию, «адаптогенез» начинает идти в другом направлении.

Необходимость преодоления порога для того, чтобы новые способности стали полезны, наводит на мысль, что действительно новое на клеточном уровне возникает редко — новое есть хорошо перегруппированное старое.

А. М. Уголевым создана концепция функциональных блоков, рекомбинацией и сравнительно малой адаптивной изменчивостью которых создано все функциональное разнообразие. Монография [101] насыщена интереснейшими примерами, подтверждающими эту концепцию.

Кожные яды лягушек присутствуют в желудочно-кишечном тракте млекопитающих. Там они работают гормонами. Стероидные гормоны вырабатываются не только у позвоночных, но и у грибов, и у растений. Важный гормон нейротензин, действующий на нервную систему, выявлен у губок. А у тех не то, что нервов — даже настоящих органов нет. Список совпадений огромен. Исключений вроде бы меньше.

При первом знакомстве такие факты вызывают почти мистическое чувство перед непостижимым единством столь разнообразной Жизни. Начинает казаться, что эволюция движется сравнительно слабым адаптогенезом функциональных способностей и происходящими время от времени кардинальными перестройками функционального поведения.

Можно предполагать, что затраты на закладку в индивидуальном развитии нового функционального поведения меньше, чем на новую способность. От такого предположения приходим к догадке, что на достаточно элементарном биохимическом и физиологическом уровне эволюции способностей почти нет и прогресс — это эволюция функционального поведения при фиксированных способностях. Это упрощение предыдущей модели (адаптогенез способностей — перестройка поведения — новый адаптогенез...).

Не надо путать эти симпатичные модели с реальностью. Хорошо бы с их помощью пройти колоссальный багаж данных сравнительной физиологии и эмбриологии. Многое уже сделано [101], но еще больше предстоит. Накладывая во всех случаях на материал физиологии оппозицию «физиологические способности — физиологическое поведение», выделяя соответствующие наследуемые единицы и рассматривая их сопряженную эволюцию, можно многое понять в истории Жизни и в ее настоящем.

Представляется вероятным, что наибольшие трудности и споры будет при этом вызывать разделение на спо-

собности и поведение. Оно неоднозначно, но именно удачное проведение разбиения во многом предопределяет успех или неудачу моделирования. Хорошо бы еще представить способности как процесс и связать их с поведением, включив тем самым большие биологические часы, отмеряющие время жизни. Увы, это пока из области идеалов.

Итак, гигантское разнообразие наследуемых единиц: от генов и кариотипа до функциональных единиц способностей и поведения. Самое странное, что при одинаковом времени существования (отбора) Т они все стоят в одной модели рядом, как равные: вот организм, а вот список его наследуемых единиц. Этот список и есть *обобщенный генотип.*

Если забыть о всех прочих отношениях между наследуемыми единицами, кроме членства в обобщенных генотипах возможных существ, то какие связи останутся? Иными словами, более формально: может ли произвольное множество наследуемых единиц составить обобщенный генотип некоторого возможного существа? Если нет, то каково пространство допустимых возможностей?

Вопросы такого рода уже обсуждались. В книге Г. А. Заварзина о систематике бактерий [48], имеющей подзаголовок «Пространство логических возможностей», в качестве основного отношения между признаками (наследуемыми, конечно) рассматривается исключение: если есть один, то нет другого. Возможно также отношение: один признак — условие, необходимое для другого (но не достаточное). Это — парные (бинарные) отношения. Естественно, что ими исчерпываются далеко не все отношения. Можно, например, рассматривать тройные отношения (например, два элемента исключают третий), четверные и т. д. Можно и по-другому. Например, важное свойство единиц — образование полного взаимоисключающего набора: любой организм из рассматриваемых несет единицу из набора, причем только одну. Выделение таких наборов — один из приемов для описания отношений между единицами.

Наконец, чтобы не возникало ощущения исключительной простоты, напомним отношения между аллелями в генетике: аллели делятся на локусы, каждый организм несет не более двух различных аллелей в каждом локусе. Это — на языке модели Менделя — Иоганнсена. А попытайтесь сформулировать взаимоотношения между единицами — генами, не прибегая к языку этой модели!

Итак, вопрос о пространстве возможных обобщенных генотипов. Оно содержится в семействе всех множеств, составленных из наследуемых единиц, но меньше него. Некоторые множества невозможны — существующих генотипов быть не может. Существует система запретов, но ее точный вид заранее неизвестен. Более того, в общем виде ее нельзя получить и предсказать. В каждом конкретном случае, для каждой модели она будет иметь свою специфическую структуру.

Особый интерес представляет изучение наследования на таких временах, когда уже начинает сказываться изменчивость — не слишком сильно, но уже заметно. При этом возникает надежда уловить первые шаги эволюции. Соответствующие времена для разных наследуемых единиц не совпадают. И для каждого масштаба времени можно по аналогии с подразделениями ДНК выделить среди наследуемых единиц факультативную компоненту и основную, классическую и балансовую. На этих временах факультативная компонента будет относительно лабильна и сыграет роль оперативной памяти, а основная — долговременной, классическая будет описывать внутригрупповое постоянство, а балансовая — рекомбинируемое внутригрупповое разнообразие (как и для ДНК, в определении классической и балансовой компонент обязательно участие выделенной группы организмов).

Зависимость от масштаба времени и, конечно, точности (детальности) описаний обязательна. С увеличением времени или повышением точности факультативная и балансовая компоненты скорее всего также увеличиваются, а основная и классическая — уменьшаются.

Для людей, привыкших относиться к оппозиции «фенотип — генотип» как к отражению общефилософского противопоставления «явление — сущность», одновременное включение в обобщенные генотипы и традиционно фенотипических, и традиционно генетических элементов может представляться эклектикой, соединением несоединимого. Но если выделить в качестве базового процесс почти точного воспроизводства, то естественным образом объединяются в единый список все те единицы, которые «на заданных временах в заданных условиях воспроизводятся с заданной точностью». Они различаются в других отношениях, а в этом стоят рядом.

Как моделировать процесс воспроизводства наследуемых единиц? Можно принять следующую схему построения. Сначала строятся модели точного воспроизводст-

ва — модели отбора, а потом к ним в качестве возмущений добавляется изменчивость.

Чтобы строить модели отбора, надо задать потенциальное разнообразие наследуемых единиц. Будем обозначать его Y. Основной элемент модели — распределение биомассы по Y. В простейшем случае для дискретных Y это распределение сопоставляет каждой единице — точке из Y — число: биомассу тех живых существ, что несут эту единицу. Математики знают, как обобщать это определение на прозвольные Y. Будем обозначать распределение биомассы по Y буквой f.

За каждый шаг времени в распределении что-то происходит: каких-то наследуемых единиц может стать больше, каких-то меньше. Распределение f зависит от времени t. При необходимости отметить это обстоятельство будем пользоваться обозначением f_t — распределение f в момент t. Зафиксируем величину шага по времени Δ.

Изменения f_t за время шага Δ записываются в виде

$$f_{t+\Delta} = kf_t. \qquad (1)$$

Множитель k называется *коэффициентом размножения*[1]). Для каждого определенного шага по времени k — функция точки y из Y: каждая единица y имеет свой коэффициент размножения $k(y)$.

От чего еще зависит k? От многого: от начального распределения f_t и от солнечной активности, от распределения организмов по генотипам и величины шага Δ, Так не является ли запись (1) лишенной специального смысла? Распределение $f_{t+\Delta}$ получается из f_t умножением на какую-то функцию. Всегда ли это возможно?

Нет. Запись (1) несет в себе важный закон сохранения: если где-то в Y распределение — нуль, то и в дальнейшем оно будет там нулем, так как k, умноженное на нуль, есть нуль. Это есть формальное выражение точного наследования: если в начальный момент наследуемой единицы нет, то она и потом не появится. Наследование предстает в моделях законом сохранения (точнее, не уменьшения) множества нулей f_t.

Совокупность наследуемых единиц из-за наследования не увеличивается, но на уменьшение запретов нет. «То, что может испортиться, портится» (один из законов Паркинсона). Если совокупность возможных наследуемых

[1]) Вот оно — долгожданное определение коэффициента размножения через его место в уравнениях.

единиц достаточно велика, то со временем в типичной ситуации останутся сравнительно немногие — избранные. Произойдет отбор. Это утверждение при достаточной конкретизации имеет силу математической теоремы [35].

Как найти k? При ответе на этот вопрос отчетливо проявляется неавтономность динамики распределения f_t и трудности ее обособления. Ведь f даже не генотень, не распределение генотипов, а еще более бедная проекция — тень генотени.

Первым шагом от Y и f к конструированию k может служить задание пространства возможных генотипов X и правил рекомбинации: как из генотипов предков строятся генотипы потомков.

Каждому генотипу сопоставляется организм. Свойства организма, важные для выживания и размножения, зависят и от генотипа, и от условий. Вот эту-то зависимость и надо задать после того, как описано X.

Успех организма в оставлении потомства, а, значит, и его вклад в генотипы следующего поколения, зависит от среды обитания, как Вы помните, триединой (косная, живая — фенотипическая, живая — генотипическая). Значит, надо задать и эту зависимость, а также описать совокупность возможных вариантов и состояний среды.

Жизнь изменяет косную компоненту своей среды обитания. Надо представить в модели и эти процессы — как за шаг времени организмы, распределенные по различным условиям среды, меняют ее косную составляющую.

Наконец, нужно ввести эволюционирующее целое, например, биосферу или биогеоценоз. Таким образом будут очерчиваться рамки для модели, разделение процессов на внешние и внутренние и т. п. Здесь порою поджидает коварное несовпадение биогеоценозов и среды.

Введена лесенка пространств и нужна лесенка распределений. Y — пространство наследуемых единиц, f — распределение биомассы по наследуемым единицам. X — пространство генотипов, и пусть φ — распределение биомассы по генотипам (генотень). V — пространство возможных организмов, представленных и генотипами, и существенными для выживания и размножения свойствами фенотипов, ψ — распределение биомассы по V. Введено пространство состояний триединой среды (пусть оно будет W). Множество пар (организм, состояние среды) обозначается $V \times W$. Вводится важнейшее распределение F на этом пространстве. Оно показывает, сколько (по биомассе) организмов данного типа находится в данных условиях. На-

конец, F есть существенная компонента состояния выделенной надорганизменной системы.

На каждой ступеньке к той информации о состоянии надорганизменной системы (биосферы, биогеоценоза), что схвачена на предыдущей, добавляется новая. Зная состояние этой системы и, в том числе, распределение F, можно попытаться предсказать, каким будет F на следующем шаге. Действительно, все существенное для выживания и размножения в F вроде бы включено. Если к тому же описаны основные зависимости рождений, гибели, рекомбинаций для каждого типа организмов при каждом состоянии среды и как организмы среду меняют, то можно записывать уравнения.

Обязательно ли пользоваться столь громоздкой конструкцией? Нельзя ли перейти к уравнениям для f_i? В общем случае — нет. Но возможны разделение времен усреднение деталей.

В демографии делаются прогнозы «в среднем», основывающиеся на средних показателях рождаемости и смертности, хотя в каждом случае рождения и смерти действуют свои индивидуальные причины. Детали стираются статистикой.

Разделение времен — важнейшее представление и мощное средство моделирования. В сложных системах для каждого масштаба времени выделяется сравнительно небольшая группа ведущих процессов. Остальные разделяются на две части — медленные и быстрые.

Предполагается, что медленные процессы за интересующее нас время сдвинутся незначительно. Для быстрых же процессов медленно идут и ведущие. И пока ведущие немного сдвинутся, быстрые уже успеют прийти к своему «равновесию». Само это «равновесие» зависит от состояния ведущих.

В результате ведущие процессы могут рассматриваться как автономные. Медленные играют для них роль почти постоянных внешних условий, а состояние быстрых есть «равновесие», определяемое самим состоянием ведущих. Слово «равновесие» взято в кавычки, дабы подчеркнуть, что это — не настоящее равновесие, а некоторое особое состояние, зависящее от ведущих процессов. В некоторых случаях употребляют термины *«квазиравновесие»* или *«квазистационарность»*.

Пример из газовой динамики. На временах порядка 0,001—100 с при обычных давлениях и температурах ведущими могут считаться процессы распространения зву-

ка и газовых течений, а быстрыми — процессы молекулярных соударений, в ходе которых устанавливается распределение молекул по скоростям, зависящее от состояния ведущих процессов. Идея разделения времен играет большую роль в молекулярной физике, где она прочно связана с именем Н. Н. Боголюбова.

Так вот, из-за разделения времен или усреднения деталей (не исключено, что и по обеим причинам) может оказаться целесообразным использовать модели, в которых распределение f на Y меняется автономным или хотя бы обособленным образом. Это означает, что процесс воспроизводства наследуемых единиц выделяется как ведущий.

Для автономного описания используются уравнения вида (1), где k есть функция от двух переменных: $k(y, f_t)$. Коэффициент размножения наследуемой единицы y зависит от нее и всего распределения f_t (всего распределения, а не только его значения в точке y).

Сказанного о пути построения моделей достаточно. Но где же в них оптимальность? Идея оптимальности возникает здесь из соединения идеи устойчивости с необычным законом сохранения — наследованием.

В главе «Отбор по признаку» введены три типа устойчивости. Там показано как один из них — устойчивость к внедрению — связан с идеей выгоды и оптимальности. Правда, рассматривалось внедрение особей, но уже в следующей главе был совершен переход к внедрению аллелей и теперь мы уже готовы к тому, чтобы ввести в рассмотрение эксперимент по внедрению наследуемых единиц.

Достаточное условие устойчивости к внедрению при наличии обычной устойчивости — устойчивость существования в отсутствие внедрения для моделей автономного воспроизводства наследуемых единиц имеет вид принципа оптимальности. Пусть f^* — стационарное распределение. Тогда $k(y, f^*)=1$ при $f^*(y)\neq 0$. Пусть состояние f^* устойчиво относительно малых возмущений, не связанных с внесением новых наследуемых единиц. Тогда для его устойчивости относительно внедрения новых наследуемых единиц (в малых количествах) достаточно, чтобы при $f^*(y)=0$ выполнялось строгое неравенство $k(y, f^*)<1$, и необходимо, чтобы выполнялось нестрогое неравенство $k(y, f) \leqslant 1$. Достаточное условие означает, что внедренные «в малых дозах» новые наследуемые единицы вымирают в геометрической прогрессии, необходимое — что

по крайней мере нет возрастания в геометрической прогрессии.

Итак, условия устойчивости порождают принцип максимума коэффициента размножения. Максимальное значение — единица. Это снова принцип совместной оптимальности — сооптимальности.

Оптимальны наследуемые единицы, но не просто сами по себе. Есть два фона — фон сосуществования (другие оптимальные наследуемые единицы y, для которых $f'(y) \neq 0$) и фон сравнения — все Y. Коэффициент k есть результат сворачивания сложной структуры. Мы прошли ее снизу вверх — от наследуемых единиц — к генотипам, потом — к организмам, потом — к распределению особей по различным состояниям триединой среды, две компоненты которой составляются живыми существами, а одна (косная) ими изменяется. На вершине стоит надорганизменная система — биосфера или биогеоценоз со своей динамикой.

Можно пройти и сверху вниз, двигаясь от состояния надорганизменной системы к ее пространственному структурированию, разбиению на популяции и организмы, а далее — к проекциям на пространство генотипов и, наконец, на пространство наследуемых единиц. И это еще не все. Возможен эффект дрейфа и стационарные состояния — всего лишь важный случай предельных.

Сложная понятийная структура принципов эволюционной оптимальности (сооптимальности) проявляется уже в простых моделях. В связи с этим вызывает удивление обилие упрощенческих дискуссий об оптимальности, в которых это понятие относится к организму, да еще впридачу и отделенному от обоих фонов — и сосуществования, и сравнения.

Бессмысленно утверждать, как это делал Г. Гельмгольц, что глаз неоптимален — он дескать придумал бы его по другому (да простится нам столь резкое суждение о словах великого человека — в науке должно судить каждое суждение). Проект Г. Гельмгольца никак не удастся включить в фон сравнения, отражающий естественно сложившийся порядок вещей. А вот в фейнмановских лекциях по физике показано, что глаза насекомых могут рассматриваться как оптимальные, если реалистично подойти к выбору фона сравнения [103].

Оптимальность не следует путать с прогрессивностью. Амеба приспособлена не хуже человека. А. Н. Северцов разделил биологический прогресс (процветание вида) и

морфофизиологический — совершенствование организации [89]. Биологический прогресс он связывал с динамикой численности. В отличие от описанных нами принципов оптимальности, исходящих из идеи устойчивости, существования, А. Н. Северцов выделил нарастание численности, расселение, так сказать, успешное внедрение. Но смысл по существу близок. Аналогичен и мысленный эксперимент.

Морфофизиологический прогресс — это совсем другое. Дорога от амебы до человека — совсем не та, что от амебы до более совершенной амебы. Почему эволюция идет путем прогресса? Нам кажется, что в этой проблеме чуть брезжит свет в конце туннеля и можно строить модели прогрессивной эволюции. Дорогу им прокладывают тезисы:

1. Прогрессивная эволюция есть эволюция функционального поведения в значительно большей степени, чем функциональных способностей — так выгоднее [1]).

2. Уровень, на котором замедляется эволюция способностей, уступая место эволюции поведения, становится по мере прогресса все крупнее, макроскопичнее — так выгоднее [1]).

3. Кодирование сложного поведения не обязательно требует больших затрат.

Последнее убедительно продемонстрировано играми, в которых простые правила создают сложные «жизнеподобные» картины. Самая знаменитая из этих игр так и называется «Жизнь». Не имея здесь возможности на ней останавливаться столь подробно, сколь она заслуживает, отсылаем читателя к популярной книге [121].

Существует много работ, посвященных изучению и классификации путей, которыми шел прогресс. Пионер этих исследований — А. Дорн. Работами А. Н. Северцова, В. А. Догеля, А. А. Заварзина и других создана великолепная отечественная школа. Проблема морфофизиологического прогресса интенсивно обсуждается по сей день [26, 101], но вот методология моделирования еще почти ничего не сделала для ее понимания — в отличие от области прогресса биологического. Надеемся, что век моделей в этой загадочной проблематике еще впереди.

В моделях, с помощью которых формулируются эволюционные принципы оптимальности, полностью исчезли отношения предок — потомок. Есть просто воспроизвод-

[1]) Мы сознательно используем сравнительно расплывчатую «выгоду» вместо точных формулировок — их время здесь еще не пришло.

ство наследуемых единиц. Одних становится больше, других — меньше. А линии «кто кого родил» для отдельных представителей не прослеживаются — нет необходимости. Так обстояло дело и в моделях отбора по признаку. Вы помните вопрос из первой главы — «вымершие не вымерли». Он получен из определения коэффициента размножения посредством подсчета потомков. А теперь мы его определяем как элемент модели (1). В результате такого переопределения вопрос снимается — как не было. Определение величины через место в модели — распространенный прием, позволяющий, в частности, повысить однозначность высказываний. В химической кинетике так определяются скорости реакций.

Возникает, однако, другой вопрос: насколько существенно для модели предположение о передаче наследуемых единиц исключительно вертикально — от родителей к потомкам? Это предположение в той или иной степени используется на тех этапах моделирования, которые были нами скрыты (обозначены, но не пройдены): в составлении правил рекомбинации, в описании генетической среды и т. д.

Ответ звучит на первый взгляд странно: предположение об исключительно вертикальной передаче не имеет никакого значения. Более того, опыты О. Эвери с сотрудниками, которыми было в 1944 г. доказано, что основа наследственности — ДНК, основывались на горизонтальной передаче генов — от одних штаммов пневмококков к другим. Если выращивать один штамм на стерильном субстрате, содержащем ДНК другого, то дочерние клетки первого штамма приобретут ряд признаков другого и эти признаки потом передаются по наследству. Вот краткая характеристика длительного и трудоемкого исследования, открывшего эру молекулярной генетики. Далее следовала двойная спираль Уотсона и Крика, потом — расшифровка генетического кода. Поток открытий не иссякает и сейчас. Но почему-то та особенность классических опытов, что генетический материал передавался горизонтально, долго не осознавалась в эволюционной теории.

Многочисленные работы по передаче ДНК от одной бактерии к другой [82], эксперименты, показавшие, что вирусы, выходя из клетки, могут захватывать кусочки ее ДНК, а потом встраивать их в геном других клеток (вспомните Г. Спенсера с его рассуждениями о наследуемом сифилисе), наконец, возникновение генной инженерии как основы для биотехнологии [77] вызвали к жизни пред-

ставление о большой роли горизонтальной передачи генов в эволюции.

Теория Дарвина уподобила природу селекционеру. Но насколько важна роль другой профессии природы, насколько часто она выступает в качестве генного инженера, тасуя наследуемые единицы далеких друг от друга организмов? В эволюции микроорганизмов эта роль велика. Устойчивость к антибиотикам большинство из них приобрело именно таким путем. А для высших растений и животных? Возможность есть, но насколько она важна?

В результате мы должны видоизменить исходное определение наследования, чтобы учесть возможность передачи наследуемых единиц не только от родительских организмов. (Для наследования элементов культуры такая возможность очевидна).

Надо ли пояснять само понятие «*организм*»? Странный вроде бы вопрос. Мы сами — организмы, каждый день встречаемся с сотнями других организмов, а если смотреть на мир в микроскоп — то и со многими миллионами.

Главное, чем выделен организм, есть физико-химическое единство. Его можно представлять себе как сложное химическое производство, постоянно обновляющее свое оборудование. Могут меняться источники и состав сырья, объем и качество выпускаемой продукции, но производство будет работать, сохранять свою целостность. Допустимо подразделять его на цеха — органы, клетки и внутриклеточные структуры — реакторы, различные транспортные сети и системы управления, но все равно внутренние связи будут, как правило, сильнее, и, главное, стабильнее, чем внешние. Пожалуй, наиболее ярко целостность многоклеточного организма проявляется в таких явлениях, как регенерация поврежденных органов.

В рамках аналогии организм — химическое производство генотипу уделяется роль проекта и плана развертывания работ. Эту ясную картину портит небольшое на первый взгляд облачко: иногда физико-химическое единство не предполагает единство генотипа — плана, а тем более истории этого плана. Речь идет о *симбиозе*. «Чудорастения» лишайники, представляя в норме единую физико-химическую систему, являются в действительности сложными содружествами грибов и водорослей, которые при надлежащих условиях могут существовать и отдельно друг от друга. Большинство животных не могло бы нормально питаться и переваривать пищу, если бы не бактерии, населяющие кишечник. Жвачные бы просто погибли

без белка и других веществ, вырабатываемых бактериями, пиявки не смогли бы переваривать кровь (у них нет таких ферментов), да и нам с Вами лучше не расставаться с микрофлорой своего кишечника.

Но существуют примеры и поинтереснее: «есть маленький плоский червь, совершенно зеленый, способный усваивать углерод при помощи симбиотических водорослей. Он так прочно с ними сжился, что зачатки водорослей передаются через половые клетки совершенно так, как зачатки хлоропластов передаются у зеленых растений» [64, с. 195]. Представляете себе: червь, живущий отчасти за счет фотосинтеза, осуществляемого симбиотическими водорослями. Немного фантазии — и перед мысленным взором предстанут зеленые фотосинтезирующие коровы. Но это, увы, нереально — площадь поверхности для такой массы маловата и «световой рацион» будет слишком скуден, даже если удастся вырастить таких коров.

Но мало этого. Хлоропласты растений и митохондрии эукариотических (обладающих ядрами) клеток имеют собственный генетический аппарат и размножаются отчасти самостоятельно. Отчасти — так как они используют белки, синтезируемые с помощью генов, находящихся в хромосомах ядра.

Более того, код, которым записана первичная структура белков в ДНК митохондрий, отличается от кода ядерной ДНК. Это открытие поразило многих и приостановило разговоры об универсальности генетического кода (один — для всех).

Многие полагают, что хлоропласты имеют предками способные к самостоятельной жизни сине-зеленые водоросли, митохондрии произошли от бактерий, а эукариотические клетки — результаты симбиоза [69]. Есть, конечно, и другие гипотезы, самые смелые из которых говорят об обратной возможности — происхождении бактерий (по крайней мере, некоторых) путем освобождения древних митохондрий, бывших тогда более автономными, чем теперь. Эта возможность не противоречит происхождению митохондрий путем симбиоза.

Как возникает симбиоз? Один из наиболее понятных механизмов — эволюция паразитизма. Его можно объяснить с помощью двух фраз. Лучше всего тому паразиту, который полезен хозяину. Лучше всего тому хозяину, который может извлекать пользу из своих паразитов. Здесь «лучше» означает больший успех в выживании и размножении «при прочих равных». Взаимодействие паразита и

хозяина в ходе совместной эволюции может приводить к их симбиозу.

Итак, большинство организмов — продукт симбиоза. Это очень правдоподобная гипотеза. Целостное химическое предприятие — организм оказывается построенным по планам, созданным в разных местах, так сказать, разными ведомствами, а лишь потом согласованным. Трудно провести резкую границу между тем случаем, где наблюдается симбиоз организмов, которые могут существовать и порознь (пусть даже в специальных условиях), и слиянием симбионтов в неделимый организм.

«Совершенно свободное от других организмов однородное живое вещество в природе не существует. Оно есть абстрактное создание нашего разума. Мы вынуждены при исчислении однородного живого вещества захватывать биологически с ним связанные чуждые ему морфологические части. Явления эти чрезвычайно разнообразны, вероятно имеют закономерное проявление в биосфере» (В. И. Вернадский [21, с. 265]). Недаром В. И. Вернадский часто предпочитает термин «живое вещество» словосочетанию «совокупность живых существ» (существ — т. е. организмов).

Попытаемся дать определение наследуемых единиц, не обращаясь к понятию «организм». Сейчас нас занесет на высокогорья абстракции с их разреженным воздухом, но, как видно, деваться некуда. Традиционен такой зигзаг пути понимания: вопрос — ответ — уточнение вопроса (еще раз рекомендуем умную книгу И. Лакатоса [59]). Применительно к проблеме наследования этот путь таков: начальное представление о наследовании — объяснение — выяснение того, что же, собственно, объяснено и что нуждалось в объяснении.

То определение наследования, которое мы сейчас сконструируем, относится к биологическим системам, но не использует их разбиения на отдельные организмы. Такое разбиение обычно может быть проведено более или менее однозначно, но наша цель здесь — избавиться в этом месте от «более или менее».

Рассматриваемые биологические системы могут относиться к разным уровням от популяции или биоценоза до биосферы в целом. Важное содержательное условие состоит в их биологической *изолированности*. Напомним, что есть физическая изолированность — отсутствие физических взаимодействий с окружающим миром (малость сил взаимодействия), химическая изолированность (закры-

тость) — отсутствие обмена веществом с окружением (энергией можно, а веществом — нет). Биологическая изоляция в конечном итоге означает отсутствие обмена наследуемыми единицами. Здесь надо бы поставить знак опасного поворота: понятие «наследуемая единица» появляется до своего определения и используется в определении изолированности, которое затем будет применено при «официальном» введении наследования.

Теперь воспользуемся уже знакомым приемом: введем множество всех возможных состояний биологических систем. Обозначим его Z (вспомните: X — множество всех возможных генотипов).

Воспользуемся таким, на первых порах смутным, пониманием: наследуемая единица — то, чего, если нет в начале, то не будет и потом. В соответствии с этим каждому множеству наследуемых единиц должно соответствовать множество всех тех состояний биологических систем, находясь в которых система несет хотя бы одну наследуемую единицу из данного множества. Такие множества состояний обладают так называемым свойством *«отрицательной инвариантности»*: множество состояний называется отрицательно инвариантным, если оно недоступно извне — находясь в начальный момент вне его, состояние системы не может попасть в него и позднее. Здесь речь идет, конечно, о биологически изолированных системах.

Стоп, мы снова вошли в опасный поворот — изолированность предполагает невозможность обмена наследуемыми единицами с окружением, а мы как раз и выясняем, как определить наследование. Но этот поворот все же не так опасен, как кажется. Реальные критерии изолированности не оперируют понятием «наследуемая единица». В знаменитых опытах Л. Пастера, показавшего в частности, невозможность самозарождения живых существ на малых временах, изолированной считалась колба, соединенная с атмосферой такой трубкой, что пыль не попадала внутрь.

Отрицательная инвариантность трактуется как наличие некоторых наследуемых единиц. Они не могут самозародиться — это и означает отрицательную инвариантность, недоступность извне, из тех состояний, где нет этих наследуемых единиц.

Конечно, речь не об отдельной биологической системе, находящейся в строго фиксированных внешних условиях, а об ансамбле сходных систем в некотором достаточно широком диапазоне условий. Именно: не одна система, а ан-

самбль с общим пространством состояний. Это важно. Рассмотрение ведется не на бесконечной оси времени, а на некотором заданном интервале.

Где же определение? Да оно уже фактически дано. Множество наследуемых единиц — это то, чем одно отрицательно инвариантное множество состояний отличается от другого. Если бы мы были уверены в дискретности пространства наследуемых единиц, то сказали бы по-другому. Наследуемая единица — это минимальное отличие между отрицательно инвариантными множествами.

Звуковые атомы речи — фонемы определяются как минимальные смыслоразделяющие элементы: «бяка» отличается от «бука» *фонемой*. Вот и с наследуемыми единицами в принципе также.

Самое логически слабое место — порочный круг, связанный с использованием изолированности в определении наследования и наследования в определении изолированности. Тут есть близкая аналогия с такой хорошо разработанной и в высшей степени формализованной наукой, как механика Ньютона. Если при выборе систем отсчета, в которых справедливы законы механики, не обращаться к конкретным физическим телам, например, к неподвижным звездам, как, по сути, делал Ньютон, и пытаться, тем не менее, дать конструктивный критерий выбора таких систем, то обязательно возникают сложности, вызванные отсутствием общего и однозначного критерия изолированности тела от воздействий других тел.

В рассматриваемой биологической ситуации изолированность в конечном итоге означает, что материальные носители наследственности не могут проникать извне. Что это за носители и какими они могут быть — на этот вопрос не существует общего ответа. Детально изучая механизм осуществления интересующего нас свойства, с одной стороны, и накапливая знания о возможных носителях наследственности — с другой, человек приближается к пониманию того, какие системы при изучении данного свойства можно считать изолированными, изолированность каких сомнительна, а какие заведомо не изолированы.

Сейчас этот круг вопросов кажется, скорее, академическим. Но есть все же и интересные проблемы. Является ли биосфера Земли биологически изолированной системой? Странный на первый взгляд вопрос — откуда же взяться вносимым извне наследуемым единицам? Но некоторые серьезные исследователи, разуверившиеся в возможности объяснения возникновения Жизни на Земле, предполага-

ют, что она была занесена извне. Гипотезу эту связывают обычно с именем известного химика С. Аррениуса, высказавшего мысль о возможности переноса частиц живого в межзвездном пространстве под действием светового излучения. Но сама идея о заражении Земли Жизнью высказывалась и за сто лет до С. Аррениуса. Приведем список основных ее сторонников, следуя В. И. Вернадскому [21, с. 131]: 1802 г. — фон Маршаль, 1819 г. — Грунтгуйден (гипотеза о переносе жизни метеоритами), 1865 г. — Г. Э. Рихтер, 1871 г. — знаменитый У. Томпсон (лорд Кельвин), примерно в то же время — Г. Гельмгольц, не менее знаменитый, 1872 г. — известный ботаник Ф. Кон. В настоящее время эту гипотезу поддерживает, например, известный астроном Ф. Хойл. Его коллега и сторонник Чандра Викрамасингхе пишет: «...наиболее слабым звеном в неодарвинистском понимании развития жизни, пожалуй, является слишком высокая сложность микроорганизмов. Можно утверждать, что, когда были созданы (или завершены, или сформированы) бактерии, 99,99% биохимии высших форм жизни было открыто. Известно, что примерно 2000 ферментов играют важнейшую роль в довольно широком диапазоне жизни, начиная с простых микроорганизмов и кончая человеком.

Скорее ураган, проносящийся по кладбищу старых самолетов, соберет новехонький суперлайнер из кусков лома, чем в результате случайных процессов возникнет из своих компонентов жизнь» [23].

С этой точкой зрения можно спорить, но пока не решена проблема происхождения Жизни, окончательно отвергнуть ее невозможно. Главная слабость гипотезы привнесения Жизни из космоса, делающая эту гипотезу неприемлемой для нас, состоит в том, что она есть не решение проблемы, а скорее, отказ от попытки ее решить. Где-то Жизнь все же возникла в результате химической эволюции. Предположение о том, что она возникла не на Земле ничего не объясняет, а только увеличивает игровое поле, на котором разыгрывалась добиологическая эволюция.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Изменения и разнообразие. Проблема нейтральных мутаций. Мозаичность условий и волны жизни. Релятивизация наследуемых единиц, шаг первый. Эволюция, безразличная к деталям изменчивости. Направленные и ненаправленные изменения. Релятивизация, шаг второй. Эволюция изменчивости.

Закон сохранения энергии велик своей незыблемостью. Могучим монументом возвышается он в мире физики и лишь иногда облака сомнения затеняют его вершину. Наследование тоже великий закон сохранения. Но стал он великим из-за своих нарушений, из-за изменчивости. Без изменчивости нет эволюции. Это два великих закона сохранения, и нет сейчас других, которые могли бы сравниться с ними по значимости в науке.

При обсуждении наследования в предыдущей главе значительное место заняли проблемы изменчивости. И это естественно, проблемы наследования и изменчивости неотделимы друг от друга. Здесь мы начнем сначала, с изменчивости для тех ситуаций, когда наследование описывается моделью Менделя-Иоганнсена. Несколько расширим исходное представление об изменчивости, включив в него не только нарушения наследования.

Традиционно выделяются два аспекта изменчивости: разнообразие, т. е. существование различий в данный момент времени, и изменение, т. е. появление нового. Говоря об изменчивости, надо к тому же четко определить, изменчивость чего: наследуемых единиц, генотипов или организмов. Можно еще рассматривать изменчивость надорганизменных систем, но мы ее касаться не будем.

Изменения наследуемых единиц возникают время от времени в результате *мутаций*. Мутацию можно представить себе как ошибку в передаче наследственной информации. Хорошо изучены генные мутации, вызываемые рентгеновским излучением.

Разнообразие наследуемых единиц поддерживается двумя факторами: повторными мутациями и взаимодействием различных наследуемых единиц между собой. Может играть роль также пространственная и временна́я неоднородность среды.

На первый взгляд повторные генные мутации кажутся невероятными. Каждый цистрон состоит из многих кодонов. Если изменения различных кодонов примерно равновероятны, то среди общего потока мутаций одинаковые будут встречаться крайне редко. Сила этого возражения против возможности повторных мутаций снижается тем, что далеко не всякая замена кодонов может возникнуть без существенного ущерба для носителя мутантного аллеля.

Многие изменения ДНКовых текстов «бессмысленны», их носители либо рождаются уродами с явно пониженной жизнеспособностью, либо не рождаются вовсе. По некоторым оценкам у человека около 15% эмбрионов гибнет до рождения, а по данным ООН в 1980 г. 10,5% новорожденных имело заметные уклонения от нормы [44]. Если гибель эмбрионов часто связана с мутациями, то насколько обусловлено ими рождение детей с различными патологическими изменениями неясно. Заметим, однако, что в 1956 г. их было 4%, а в 1972 г. — 7%. Налицо монотонное и довольно быстрое увеличение. Это вызывает понятную озабоченность генетиков.

Несколько условно мутации можно разделить на бессмысленные (доминантные летали), вредные, нейтральные и полезные. Это разделение условно, так как польза или вред определяются средой, в которую попадает мутантный аллель (напомним, что в понятие «среды» включается и генетическое окружение). В конечном итоге бессмысленность означает невозможность существования организма, несущего данный мутантный аллель, а различия: вредный — нейтральный — полезный — количественные и относятся к вероятности внедрения в конечную популяцию: малая — средняя — большая.

Хорошую модель — аналогию, позволяющую прочувствовать сложные маршруты осмысленных мутаций, дает известная игра. Требуется перевести одно слово в другое при помощи цепочки ходов. За каждый ход разрешается менять только одну букву, причем так, чтобы получалось осмысленное слово. Приведем примеры из книги [31]. Превращение козы в волка: коза — поза — пола — полк — волк. Козы в барса: коза — кора — кара — фара — фарс —

барс. В лису: коза — кора — кара — пара — папа — лапа — липа — лиса. И, наконец, самое знаменитое превращение: муха — мура — тура — тара — кара — каре — кафе — кафр — каюр — каюк — крюк — урюк — урок — срок — сток — стон — слон.

В поддержании разнообразия наследуемых единиц особо важную роль играют доминирование, модификации мутаций, гетерозис. Пусть организм, гомозиготный по мутантному аллелю, имеет заметно пониженную жизнестойкость. Если этот аллель доминантен, то столь же неприспособленными будут и его гетерозиготные носители. В таком случае число особей, несущих мутантный аллель, будет от поколения к поколению уменьшаться в геометрической прогрессии. Если же доминирует нормальный аллель, то доля носителей мутации в популяции будет уменьшаться медленнее — примерно как α/t (t — время, α — число).

Попав в популяцию, мутантный аллель изменяет генетическую среду и создает преимущество тем аллелям своего и других локусов, которые при прочих равных образуют с ним удачные комбинации. Возрастание числа носителей таких благоприятно сочетаемых с мутацией аллелей приводит к *модификации проявления мутации*: несущие ее организмы становятся все более жизнеспособными за счет взаимной приспособленности наследуемых единиц, слагающих генотипы.

Гетерозис — повышенная приспособленность гетерозигот. Классический пример — серповидноклеточная анемия. Модификация мутаций и гетерозис аналогичны явлению симбиоза, только в данном случае симбиоз не организмов, а наследуемых единиц. Хотя мы по большей части говорим об аллелях, сказанное можно, как правило, отнести и ко всем другим типам наследуемых единиц.

Появление новых генотипов не обязательно связано с возникновением новых наследуемых единиц. Одни и те же единицы, по-разному комбинируясь, могут образовывать очень много различных генотипов. Так, если для n локусов есть по два различных аллеля, то у диплоидного организма существует 3^n возможных генотипов, поскольку для каждого локуса есть три состояния: гомозиготность по первому аллелю, по второму и гетерозиготность. Только для десяти локусов получаем в этом случае более 50 000 различных генотипов. Как видим, даже не очень большое разнообразие наследуемых единиц приводит к колоссальному разнообразию генотипов: для десяти локусов, в каждом из которых может быть два аллеля, наследуемых

единиц — аллелей всего 20, а возможных генотипов $3^{10}=67\,149$.

Тут важно сделать замечание о степени реальности часто используемых моделей. Невозможно прямо проанализировать балансовые модели десятилокусной генетики — слишком много уравнений. Большинство работ посвящено одно- и, редко, двулокусным системам. По остальным локусам предполагается гомозиготность. Эти модели попадают обычно в восьмой тип (демонстрация возможностей). Переносить результаты, полученные для однолокусных математазавров, на реальность нужно чрезвычайно осторожно. В действительности для многолокусных систем больший бы смысл имели бесконечнолокусные модели.

Разнообразие генотипов связано не только с богатством различных комбинаций аллелей. Важны и другие наследуемые единицы. Среди них отметим хромосомные перестройки, передаваемые из поколения в поколение.

Идущее различными путями умножение копий гена в хромосоме поставляет материал для усиления функций и для изменений генов. Первое понятно сразу. А вот второе... Тут есть два соображения. Во-первых, когда экземпляров гена несколько, то часть из них может меняться, а жизнеспособность организма при этом практически сохранится — функцию выполнят другие. Во-вторых, сам процесс удвоения может вносить ошибки. Так, например, если повтор получен в результате обратной транскрипции РНК→ДНК, то вероятность ошибки примерно в миллион раз больше, чем при обычном удвоении ДНК→ДНК [34].

Существуют исследования, авторы которых полагают, что удвоения генов — едва ли не главный путь прогрессивной эволюции [79]. Трудно однозначно отнестись к такому утверждению, но важность этого процесса уже доказана.

Один из наиболее загадочных моментов с точки зрения современного понимания (точнее, непонимания) изменчивости — превращение при участии среды разнообразия генотипов в разнообразие фенотипов. С одной стороны кажется, что даже небольшие изменения генотипов вызывают сильные перестройки фенотипа. Б. М. Медников, например, в качестве четвертой аксиомы биологии предлагает такое высказывание: «случайные изменения генетических программ при становлении фенотипов многократно усиливаются и подвергаются отбору условиями внешней среды» [72, с. 105]. С другой стороны, многими считается доказанным, что значительная часть «осмысленных» му-

таций *селективно нейтральна*, т. е. не оказывает заметного влияния на жизнеспособность и плодовитость [53].

Попытку свести воедино данные за и против гипотезы нейтральных мутаций предпринял Р. Левонтин [62]. На с. 226 по ее поводу он честно пишет: «Если читатель уже понял, что в этих доводах нет ничего, кроме произвольного жонглирования числами, которые можно подобрать таким образом, что они будут служить подтверждением любой предвзятой точки зрения, то я достиг своей цели».

Антагонизм между «аксиомой» Б. М. Медникова и данными о нейтральных мутациях можно уменьшить, если разбить проблему на два вопроса. Какая часть всех возможных мутаций селективно нейтральна? Какая часть наблюдаемого внутривидового разнообразия наследуемых единиц объясняется селективно нейтральными мутациями? На первый вопрос напрашивается ответ — небольшая. Большая часть мутаций безусловно вредна. Если же рассматривать только те мутантные аллели, которые могут заметное время существовать в популяции даже без повторных мутаций, то среди них селективно нейтральных заведомо бóльшая часть, чем среди всех возможных мутаций.

Отчетливо ясно одно. Если измерять величину изменения генотипа числом замененных кодонов, то сколько-нибудь однозначной связи между нею и изменением любой количественной меры приспособленности ожидать не приходится. Малое изменение генотипа (замена небольшого числа кодонов) может в ходе индивидуального развития многократно усилиться и привести к очень большому изменению фенотипа. Но точно так же изменение генотипа, не являющееся малым в указанном смысле, может не сказаться на ходе индивидуального развития и потому изменение фенотипов в результате будет незначительным.

Среда, в которой проявляется нейтральность, триедина: косная — фенотипическая — генотипическая. Организм в своем жизнеобеспечении взаимодействует в основном с первыми двумя проекциями среды. Если изменения мало влияют на эти взаимодействия и на выживание индивида, то их естественно назвать физиологически нейтральными. Но эта нейтральность еще не гарантирует сохранение генетических взаимодействий. Нередко физиологически нейтральные изменения приводят к репродуктивной изоляции: новые не могут, скрещиваясь со старыми, производить полноценное потомство. Нейтральность по отношению к жизни индивида не обязана быть таковой по отношению к процессу воспроизводства в данной генетической

среде. А с точки зрения эволюции этот процесс не менее важен (скорее, более), чем индивидуальное существование. Полная «триединая» нейтральность изменений означает, что с точки зрения эволюции их нет вовсе.

Изменения генотипа могут не сказываться на жизнеспособности по двум причинам: либо они приводят к таким перестройкам ферментов, которые практически не влияют на скорости жизненно важных химических реакций в заданном диапазоне условий (истинная физиологическая нейтральность), либо к не таким, но возникшие изменения каким-то образом компенсируются в процессе индивидуального развития (эту более интересную нейтральность можно назвать условной). Таким замечанием гипотеза физиологически нейтральных мутаций разрывается на две: гипотезы истинной и условной нейтральности. Вопрос здесь снова о количественном соотношении двух видов нейтральности: какой встречается чаще и на сколько?

Итак, изменения фенотипов могут и усиливать, и затушевывать изменчивость генотипов. С этой точки зрения интересны данные об изменчивости ферментов в популяциях человека. Кажется на первый взгляд очевидным, что фенотипы внутри наций и рас различаются меньше, чем между ними. А вот анализ по генотипической изменчивости семнадцати различных ферментов убеждает, что различия внутри нации или расы обычно столь же велики, как и по человечеству в целом [62, с. 161—166]. С наблюдаемым разнообразием ферментов связан интересный вопрос: порождается оно мутациями цистронов или рекомбинациями более мелких наследуемых единиц? Быть может, какая-то его часть есть разнообразие не наследуемых единиц, а комбинируемых из них генотипов, а правильной интерпретации этого явления мешает привычное отождествление единицы воспроизводства с единицей функции.

У изменчивости фенотипов есть составляющие, не связанные с разнообразием и изменением генотипов. Сюда относятся модификации и запрограммированные случайности. Дадим представление о модификациях, представив несколько примеров. Фенотип зависит от образа жизни. Штангист во многом не похож на бегуна, даже если они однояйцовые близнецы. Размеры генетически идентичных растений, выросших в разных условиях, могут различаться в десятки раз. А вот пример из жизни микроскопических червей — коловраток [32]. Некоторые коловратки-жертвы реагируют на повышенную численность хищных коловра-

ток, выращивая длинные отростки на панцире. В результате жертвы буквально «становятся поперек горла» хищнику.

Модель запрограммированных случайностей встречалась нам в главе «Отбор по признаку». Блестящим примером приспособления к случайной среде является *иммунная система*. Разнообразие лимфоцитов и продуцируемых ими антител огромно. И оно исходно «не записано в генах». При создании иммунной системы в ходе индивидуального развития разыгрывается масса запрограммированных случайностей, без которых было бы невозможно столь большое разнообразие.

Еще два фактора сильно влияют на разнообразие: *мозаичность условий среды* и *экологические колебания*. Они родственны — первый обеспечивает непостоянность среды в пространстве, второй — во времени.

Непрерывное плавное изменение среды на больших расстояниях — ситуация редкая. Даже в гладкой, как стол, степи чередуются участки с большей и меньшей доступностью влаги, в пустынях встречаются оазисы, в лесах — поляны. Мозаичное, «лоскутное» расположение участков с различными условиями не является, конечно, законом природы, но широко распространено.

Экологические колебания известны также под названием «волны жизни»: «... «волны жизни», как всякие волны, состоят из подъема и падения; те случаи, когда происходит внезапное массовое появление какого-либо вида, продолжающееся некоторое время и кончающееся уменьшением численности его снова до прежней нормы, будем называть «приливами жизни». И обратно — в тех случаях, когда численность какого-нибудь вида внезапно опускается ниже его обычной нормы, происходят «отливы жизни». Вот вся совокупность этих явлений, этих приливов и отливов видовой жизни, и образует «волны жизни»... Можно без всякого преувеличения сказать, что фауна ни минуты не бывает постоянной. С каждым днем, с каждым почти мгновением ее равновесие нарушается, одни виды переживают «приливы» жизни, другие «отливы»; и в то же время с полным правом можно утверждать, что нет такого вида, который бы время от времени не испытывал этих «приливов» или «отливов» [112, с. 77—78]. Это писал С. С. Четвериков в статье, опубликованной в 1905 г. А в двадцатых годах нашего века А. Лотка и В. Вольтерра независимо друг от друга построили математическую теорию колебаний численности [25]. После ряда усовершенствований эта тео-

рия смогла описать такие грозные явления, как вспышки массового размножения лесных насекомых, уничтожающие порою гигантские массивы леса [40].

Но нас здесь интересуют не сами колебания или мозаичность, а их влияние на разнообразие.

Мозаичность, вообще говоря, поддерживает разнообразие, так как соседствующие участки с различными условиями могут быть наиболее благоприятными для носителей различных генотипов. С мозаичностью тесно связана подразделенность популяций на более мелкие единицы — *субпопуляции.*

Наличие субпопуляций может быть важным в поддержании нейтрального разнообразия. Поясним это. Пусть есть два аллеля одного локуса, различия между которыми не оказывают существенного влияния на организм — обе гомозиготы и гетерозиготы одинаково жизнеспособны и плодовиты. Из-за случайного дрейфа в конечной популяции ограниченной численности один из аллелей будет со временем обязательно (с вероятностью 1) утерян. «Время жизни» разнообразия растет с увеличением численности. Но оно может быть увеличено и при том же размере популяции — достаточно, чтобы существовало подразделение на слабо связанные субпопуляции. В одних субпопуляциях будет утерян один аллель, в других — другой. Маловероятно, чтобы во всех — один и тот же, вероятность этого $(1/2)^n$, где n — число субпопуляций. В результате редких контактов субпопуляции будут «заражать» друг друга сохранившимися аллелями и т. д. Такой процесс не обеспечивает «бессмертия» разнообразия, но увеличивает его время жизни. Заметим, что разделение на субпопуляции не всегда связано с мозаичностью условий, а может возникать и само по себе, например, из-за распада популяции на семьи, кланы и других причин.

Волны жизни, сливая во время приливов в единое целое обитателей различных локальных популяций, способствуют образованию большого числа новых генотипов. Случайное расселение их носителей при спаде волны может заметно изменить имевшееся до прилива распределение генотипов по местообитаниям. Кроме того, как и в случае мозаичности, носители одних генотипов лучше приспособлены к ситуации отлива, других — к приливам; в результате поддерживается разнообразие.

Попытаемся суммировать изложенное. Время от времени происходят изменения наследуемых единиц — достаточно редкие или достаточно малые, чтобы можно было

говорить о наследовании. Из имеющихся наследуемых единиц формируются генотипы, которые в процессе индивидуального развития «перерабатываются» в фенотипы. Разнообразие генотипов определяется наличным набором наследуемых единиц, системой скрещивания (или переноса наследуемых единиц), а также условиями среды. Со всеми компонентами среды, кроме генетического, взаимодействуют не сами генотипы, а результаты их осуществления в данной среде — фенотипы. Особую роль в поддержании разнообразия играют мозаичность условий и экологические колебания.

В столь общем виде это заключение не вызывает существенных возражений и может быть принято не только для единиц из модели Менделя-Иоганнсена (генов), но и шире — для всех наследуемых единиц и обобщенных генотипов.

По деталям предшествующего изложения дискуссия возможна. Так, вслед за С. С. Четвериковым, в современной синтетической теории эволюции подчеркивается особая роль рецессивных мутаций, которыми насыщены популяции диплоидных организмов. Однако, существуют виды, у которых самки диплоидны, а самцы гаплоидны — имеют не двойной, а одинарный набор хромосом. Это, например, виды из отряда перепончатокрылых. Было проведено исследование осы-наездника мормониеллы (она, конечно, из отряда перепончатокрылых). Оказалось, что среди самок мормониеллы практически отсутствуют гетерозиготы по рецессивным мутациям, хотя вероятность мутирования не ниже, чем у дрозофил [29, с. 453—454]. Это понятно: у самцов проявляется любая мутация, поэтому доля всякого вредного аллеля будет уменьшаться в геометрической прогрессии — рецессивность не спасает. Но ни разнообразие видов, ни темпы эволюции у перепончатокрылых не ниже, чем у двукрылых. Так что наличие банка рецессивных мутаций, быть может, и не очень важно в эволюции, а является просто побочным следствием общей диплоидности.

Еще замечание: некоторые генные мутации оказались «ненастоящими» мутациями. Они возникают порой из-за встраивания в ДНК на участке, где расположен ген или рядом, прыгающего генетического элемента.

В главе «Модель Менделя-Иоганнсена» мы заметили, что, возможно, главная причина накопления рецессивных вредных мутаций — их рецессивность при возникновении. Из-за нее они долго живут в популяции и, следовательно,

накапливаются. А остальные вредные мутации исчезают (элиминируются). Но это все-таки упрощение. Легко понять, что долго сохраняясь в популяции, частично рецессивная вредная мутация должна становиться «все рецессивнее». Она изменяет генетическую среду для других генов и создает преимущество тем комбинациям, которые подавляют ее проявление.

Можно продолжать критику простых моделей и далее, но остановимся пока здесь. Перейдем к обсуждению важной операции, постоянно явно или неявно используемой в моделировании отбора и эволюции — *релятивизации* наследуемых единиц.

Пусть какая-то особенность строения или поведения, структуры или функции (от последовательности нуклеотидов в ДНК до деталей брачного поведения) передается из поколения в поколение как одно целое, является наследуемой единицей. Отсюда еще не следует, что эту особенность надо обязательно рассматривать как результат, итог биологической эволюции с отбором и принципами оптимальности. Может быть, просто не было других возможностей. Например то, что при окислении глюкозы выделяется энергия, является чисто физико-химическим свойством и в таком качестве эволюции и отбору не подлежит. В большинстве случаев, однако, невозможно столь однозначно утверждать невозможность эволюции данной особенности. Поэтому каждый раз, строя частные модели эволюции, надо принимать решения о сохраняющихся (наследуемых) единицах: часть из них полагать фиксированными, а другие — сложившимися в ходе изучаемой эволюции. Это будет самое настоящее человеческое решение с присущими ему элементами неоднозначности.

Те единицы, которые приняты фиксированными, будут играть роль естественных внешних условий эволюции, а те, что рассматриваются как эволюционировавшие, предстанут оптимальными и целесообразными. Мы считаем, что такой аналог разделения на естественное и искусственное является фундаментальным свойством всех моделей эволюции, равно как и неоднозначный, неокончательный характер такого разделения.

Единицы, которые не эволюционируют («естественные»), в математических моделях обычно явно не представлены, отчего возникает иллюзия их отсутствия. Они вошли в коэффициенты, растворились в многочисленных «предположим» и «пусть».

Взять хотя бы того матемазавра, который в главе «От-

бор по признаку» с помощью случайного ухода в защищенное состояние спасался от агрессивной среды. Куда больший выигрыш в размножении принесла бы способность выделять предвестников начала агрессивного состояния среды и менять свое состояние с вероятностью, зависящей от этих предвестников. Но органы чувств и способность к анализу предполагались замороженными на примитивном уровне, рассматривались фактически как внешние условия.

Пусть проделан предварительный анализ, для создаваемой модели выделены «фиксированные» и эволюционирующие наследуемые единицы. В реальном моделировании возврат к этому этапу с полпути будет происходить не раз, но сейчас, идеализируя, представим, что этот этап уже пройден окончательно.

В опыте эволюционировавшие наследуемые единицы уже какие-то заданные. Определены значения встречающихся количественных признаков и разнообразие качественных. Чтобы представить наследуемые единицы как эволюционировавшие, нужно построить для них фон сравнения из тех, которых в опыте сейчас нет. Элементы из фона могут соответствовать, например, тем вариациям наследуемых единиц, что время от времени возникают, но из-за своей неоптимальности не закрепляются. Однако они не обязаны быть «вечно неоптимальными». Построенные на экспериментах по внедрению принципы оптимальности связаны с условиями, куда входит и фон сосуществования. Изменятся условия — изменятся и точки оптимальности в пространстве возможностей.

Итак, первый шаг релятивизации — конструирование фона сравнения (пространства возможностей). После этого можно изучать оптимальность одних единиц относительно других (от «относительно» и происходит термин «релятивизация»).

Конструируемое пространство возможностей зависит от выбранных характерных времен рассмотрения — то, что не появится за год, может появиться за миллион лет. Таким образом, реально в создании фона сравнения участвуют и темп изменчивости, и масштаб времени. Это участие обычно скрыто в промежуточных построениях, не выносимых на общий суд, но не становится от сокрытия менее важным.

Можно представить себе фон сравнения как историю, пройденную задом наперед — от наличного к тому, что было (в том числе — недолго было) на протяжении отме-

ренного отрезка прошлого. Это представление полезно, но при буквальном понимании излишне обременительно. Используемые конструкции являются весьма грубыми оценками того, что могло быть, и того, что может возникнуть с не слишком малой вероятностью на протяжении времен заданного масштаба.

Именно представление о том, что для каждой наследуемой единицы существует свой персональный фон сравнения, этакий окружающий ее кусочек пространства возможностей, позволяет говорить об эволюции этих единиц: была такая, стала другая. Эволюция как сдвиг точки в персональном фоне сравнения. Высказывания типа «была — стала» означают, что сначала в системе присутствовала в основном одна единица из «персонального фона», а потом — другая, и совершенно не относятся к характеру изменений: происходили они путем медленного вытеснения или как-нибудь еще. Путь вытеснения (селекция): была одна наследуемая единица, возникла в малом количестве вторая, внедрилась и вытеснила первую. Далее, быть может, возникли и внедрились, вытеснив предыдущую, третья, четвертая, ... Ясно, что при внедрении, вообще говоря, вытеснение необязательно. Поэтому представление о персональном фоне сравнения может быть не вполне точным — сопоставляли его одной наличной единице, глядь, а там в ходе эволюции возникли две.

Для изучения эволюции важны те масштабы времени, когда начинают сказываться процессы изменчивости. Простейшие модели для этих масштабов времени строятся по образцу эксперимента по внедрению: время от времени в систему внедряются новые наследуемые единицы в составе малых групп организмов. Эти единицы возникают в результате изменчивости и либо внедряются, либо нет. Далее процессы изменчивости рождают еще новые единицы и «эксперимент» повторяется. Если одновременно идет несколько экспериментов по внедрению, то их взаимным влиянием пренебрегают ввиду малости внедряемых групп.

Элиминация (исключение) наследуемых единиц, внедряемых в составе малых групп, может происходить и по причинам, никак не связанным с оптимальностью или неоптимальностью. Бывает случайное исключение из-за малости групп: несколько неблагоприятных случайностей и нет новых единиц, а для их проверки на оптимальность придется тогда ждать следующего появления.

Моделирование такого сорта, имеющее образцом экс-

перименты по внедрению, практически снимает вопрос о процессах изменчивости, делая центральной проблемой описание пространства возможностей. Главное предположение, позволяющее осуществить такое смещение акцентов, есть появление новых наследуемых единиц в малых количествах. Доза нового должна быть мала.

Существует еще одна популярная модель изменчивости. Применяется она в основном для непрерывных пространств возможностей и основывается на представлении о малости ошибок. Предполагается, что в эстафете по передаче наследуемых единиц часто передаются потомкам не совсем те единицы, что были получены от предков, но отличия малы. Здесь число носителей нового может быть и велико, но само это новое есть почти старое.

Многое в динамике изменчивости до сих пор неясно. Поэтому привлекательна такая постановка вопроса. Пусть о процессах изменчивости неизвестно ничего, кроме ее малости. Какие детали динамики в этом случае не зависят от неизвестных подробностей происходящих изменений? Это во многом вопрос об устойчивости. Вновь, как и в главе «Отбор по признаку», можно выделить три типа устойчивости стационарных состояний: внутреннюю, внешнюю и устойчивую реализуемость. Они различаются типами возмущений, по отношению к которым проявляется устойчивость. Внутренняя — к малым изменениям, не вносящим новых наследуемых единиц, внешняя — к внесению новых наследуемых единиц в малых количествах, устойчивая реализуемость — к малым изменениям всех наследуемых единиц в системе. Если система приходит в такое трижды устойчивое состояние, то процессы малой изменчивости не могут оказать на нее заметного влияния.

Если представить себе эволюцию, как череду трижды устойчивых состояний, сменяющих друг друга, то детали процесса изменчивости не важны — существенно лишь, что они идут с малой, но все же достаточной интенсивностью. Достаточной для того, чтобы обеспечить смену устойчивых состояний при изменении условий.

Главное достоинство таких моделей — возможность не думать о неизвестных и спорных особенностях изменчивости. Достаточная малость и при этом достаточная интенсивность, да еще, пожалуй, отсутствие запрещенных направлений в пространстве возможностей — вот список используемых характеристик изменчивости. Они очень обобщенные — никаких деталей. Такое избавление от де-

талей обусловлено спецификой моделей. За пределами их применимости одними обобщенными характеристиками не обойтись — нужны подробности.

Много раз приходилось нам читать и слышать о ненаправленной изменчивости. Сторонники такого взгляда произносят тезис о ненаправленности процессов изменчивости как лозунг: «Естественный отбор — единственный направленный фактор эволюции». Противники дарвинизма обвиняют их в принятии этого тезиса, как в некотором грехе. Придуман даже термин *«тахигенез»* — эволюция на основе случайностей. Но остается совершенно не проясненным на моделях и непонятным, что же такое ненаправленная изменчивость.

Поясним наше недоумение. Удобно представить себе простейшую модель фона сравнения для некоторой наследуемой единицы в виде плоскости. Отсутствие изменений моделируется при этом как точное воспроизводство наследуемой единицы — точки на плоскости. В результате изменений такое воспроизводство перестает быть точным и рождаются новые единицы — точки. Строго направленную изменчивость можно представить себе так: существует выделенное направление, и новые единицы получаются из исходной сдвигом строго в этом направлении. Полностью ненаправленную изменчивость смоделируем как абсолютно симметричные равновероятные изменения во все стороны. Направленные изменения пойдут по лучу, ненаправленные — заполнят кружок. Сразу ясно, что между этими вариантами — море возможностей. Постепенно сдвигая и сплющивая кружок, можно непрерывно приближать его к отрезку луча. Представляется невероятным, чтобы наилучшей моделью действительности служил один из крайних предельных типов изменчивости.

Дискуссия «направленность — ненаправленность» есть спор между предельными случаями, построенный по типу «все или ничего». Мы уже сталкивались с такой оппозицией при обсуждении вопроса о наследовании приобретенных признаков. Можно, а иногда и необходимо моделировать с использованием предельных случаев, например, полностью не учитывать возможность перехода некоторых приобретенных признаков в наследуемую форму или пренебрегать несимметричностью процессов изменчивости. Но не стоит рассматривать предельные случаи как жестко заданные альтернативы: или — или и ничего между ними. Более оправдан взгляд на них, как на крайности, между которыми разыгрывается действительность.

«Я вижу, что если обе стороны будут мертвой хваткой держаться за свои преувеличения, то начнется такая битва, какая была между Ахиллом и Гектором. Несмотря на то, что они были одинаково отважны, разделить их могла только смерть» [124, с. 286].

Это было сказано Эразмом Роттердамским почти 500 лет назад в дискуссии о свободе воли. И далее: «Обыкновенно говорят, что для выпрямления кривой палки надо согнуть ее в другую сторону. Возможно, это имело бы смысл при исправлении нравов, но не знаю, применимо ли это при исправлении учений». Все сказано, даже обозначена область, где возможна абсолютизация крайностей, но она далека от науки.

Что же представляет собой тезис «Естественный отбор — единственный направленный фактор эволюции»? Он имеет непростую структуру. Для его понимания желателен завершенный список факторов, но где же взять такой список?

Есть две классические триады. Наследование — изменчивость — перенаселение (понимаемое как ограниченность ресурсов и другие причины, останавливающие геометрическую прогрессию размножения) — именно эти три фактора выделяет, например, К. А. Тимирязев в своем предисловии к книге Ч. Дарвина [38]. Естественный отбор при таком подходе выступает как следствие наследования, создаваемого изменчивостью достаточного разнообразия, и тех взаимодействий, что останавливают геометрическую прогрессию размножения. С этой позиции естественный отбор — вообще никакой не фактор, а особенность динамики.

Вторая триада: наследование — изменчивость — естественный отбор. Для нее обсуждаемый тезис приобретает смысл: изменчивость ненаправленна. Но если понимать такое утверждение буквально, то оно превращается в неубедительную фиксацию предельного случая.

Все становится более или менее на свои места, если отнестись к этому тезису как к элементу дискуссии и ввести в рассмотрение позиции оппонентов. Спор ведется сразу с двумя течениями эволюционной теории — ламаркизмом и номогенезом. Ядро ламаркизма: результаты прямого приспособления к среде, упражнения или неупражнения органов наследуются и это главная движущая сила эволюции. Ядро номогенеза: эволюция идет в определенном направлении как результат действия специфических внутренних закономерностей (конечно, эти краткие характеристики учений Ламарка и Берга неполны и

не вполне точны). В обоих случаях — специфическая направленная изменчивость.

Разбираемый тезис может быть прочитан так: ламаркизм и номогенез неверны. Его понимание предполагает знакомство с этими учениями, без чего он превращается в неясный или неправильный лозунг. Можно, конечно, затратить усилия на конструирование обобщенного противника, строящего теорию эволюции на основе специфической направленной изменчивости, но так или иначе представления о дискуссии оказываются необходимыми для понимания. Лозунг: «Естественный отбор — единственный направленный фактор эволюции»,— представляет собой отрицание одной крайней точки зрения, высказанное в форме фиксации противоположной крайности.

Когда заходит речь о механизмах, создающих изменения, об особенностях реальной изменчивости, сразу возникает вопрос — считать их эволюционировавшими и, следовательно, целесообразными или записать их в фиксированные факторы, внешние по отношению к эволюции.

Это «или» не вполне точно. Правильнее задавать вопрос так: что в изменчивости следует считать эволюционировавшим и целесообразным, а что — внешним ограничением этой эволюции. Разделение не является абсолютным. Оно зависит, в частности, от масштаба времени. Чем длительнее характерные времена, тем больше особенностей нужно считать эволюционно сложившимися.

Введение новых наследуемых единиц, ответственных за изменчивость имеющихся — второй шаг релятивизации. Совершается переход от точного воспроизводства к неточному, для которого стратегия изменений определяется особыми наследуемыми единицами, присутствующими в обобщенном генотипе.

Заранее нельзя перечислить все способы, пригодные для описания возможных стратегий изменчивости. Ограничимся простейшими модельными примерами. Первый из них предполагает описание наследуемой стратегии изменчивости всего одним числом — частотой изменений. Как внешние факторы здесь выступают физические и химические условия (радиация, наличие мутагенов и другое). Кроме того, предполагаются описанными совокупность всех возможных изменений и соотношения между их частотами. Это описание может быть весьма грубым. Важно только, чтобы оно позволяло оценить соотношения частот для появления новых организмов разной жизнеспособности. В таком случае остается один эволюционирую-

щий (подстраивающийся) параметр — общая частота изменений.

Первое усложнение — замена этой частоты функцией, показывающей как частота изменений зависит от состояния организма. Сюда входит, например, повышение изменчивости потомства при стрессе у родителей.

Разного рода неблагоприятные факторы, например, страх и голод, могут приводить к различным изменениям в организме. Это замечание вызывает к жизни *модель блочной организации генотипа.* Предполагается, что изменчивость в каждом блоке по-разному зависит от различных факторов. Простейший предельный случай модели можно представить себе так: повышенное давление каждого фактора вызывает увеличение изменчивости в соответствующем блоке. Если такая организация связей «неблагоприятный фактор — блок генотипа» просуществует достаточно долго, то могут возникнуть два интересных эффекта.

Многие средства защиты от данного фактора будут определяться тем блоком генотипа, в котором давление этого фактора вызывает повышенную изменчивость. Такую связь можно понять, если рассмотреть цепочку: возрастает давление фактора — повышается изменчивость в блоке — идет отбор возникающих изменений по тому, как они помогают организму совладать с источником неприятностей; ведь вместе с изменением внутренней среды организмов возрастает, вероятно, и смертность, связанная с неблагоприятным фактором.

После того, как возникла связь систем защиты от неблагоприятных факторов с блоками генотипа, изменчивость в которых этими факторами регулируется, будет проявляться и второй эффект — адекватное повышение изменчивости. В ответ на повышенное давление отдельного фактора будет увеличиваться изменчивость тех систем, которые противостоят источникам этого давления. Грубо говоря, от голода будет повышаться изменчивость систем, ответственных за добывание и усвоение пищи. По этой модели изменения бывают всякие — полезные и вредные, но сам факт повышения изменчивости может быть эволюционно выгодным: если какое-то новшество позволит сладить с источником беды, то оно будет подхвачено отбором, а вместе с ним — и система блочной организации генотипа.

Системы «генетического ламаркизма», позволяющие усилить изменчивость в нужных направлениях, уже обсуждались в предыдущей главе. Они, конечно, тоже мо-

гут рассматриваться как реализации эволюционно сложившихся стратегий изменчивости.

Мы, конечно, не описали всех моделей эволюции изменчивости и наверняка упустили какую-нибудь важную возможность. Наша цель здесь — демонстрация примеров, создание наброска рамки.

Идее об эволюции изменчивости уже не один десяток лет, но только сейчас начинается ее тщательная теоретическая и экспериментальная проработка. В чем тут дело? Не хватало экспериментального материала? Может быть. Но, кроме того, эти исследования тормозились яростной полемикой между крайними взглядами на изменчивость. Все или ничего — таков был девиз этих дискуссий. Бой Ахилла с Гектором...

Можно поставить вопрос шире и обсудить эволюцию эволюции. Как меняются основные движущие силы эволюции со временем? Попытку ответа на этот вопрос содержит книга К. М. Завадского и Э. И. Колчинского [47], написанная с биологических позиций, существенно отличающихся от нашей позиции моделирующих теоретиков. В этой книге введено представление об *эволюционной формации*, в рамках которой основные факторы эволюции существенно не меняются, и обсуждается рождение новых формаций. Эта работа может рассматриваться как проявление процесса релятивизации — совершен еще один шаг от абсолютизации отдельных схем эволюции к рассмотрению их в широких контекстах. Они описываются теперь либо как некоторые возможности из обширного пространства возможностей, либо как отдельные этапы и ветви процесса биологической эволюции.

ГДЕ ЖЕ ГЛАВНАЯ МОДЕЛЬ?

Модели, модели, модели... Простые и сложные, однотипные и противоречащие друг другу (это не аксиоматика, здесь взаимные противоречия не обязательно являются грехом).

Где же модель, которая может замещать объект теории эволюции, соответствовать ему? Сколько ни говори о том, что присутствие в биологии всего объекта — иллюзия, все равно нигде так остро не ощущается бедность моделей по сравнению с картинами, встающими за качественными описаниями.

Демон Дарвина — образ для обозначения роли естественного отбора: одни отбираются, другие выбраковываются. Он придуман [1] по аналогии с демоном Максвелла, пропускающим в сосуд быстрые молекулы и выпускающим медленные. В отличие от максвелловского, демон Дарвина в естественных условиях «самозарождается»: где наследование и разнообразие — там и демон.

Но есть у него и другой лик. Демон — искуситель соблазняющий, дразнящий ученых загадками Жизни.

«Природа — сфинкс. И тем она верней
Своим искусом губит человека,
Что, может статься, никакой от века
Загадки нет и не было у ней».

(Ф. И. Тютчев)

Если же вспомнить миф о моделировании и задуматься над проблемой соответствия моделей объектам, то за этими двумя образами проступит третий — тролль, создавший кривое зеркало, которое потом разбилось... (Вы, конечно, помните «Снежную королеву» Г. Х. Андерсена). Тролль ведь тоже говорил о том, что в его зеркале видна истинная суть вещей.

Мы смотрим на моделирование гораздо оптимистичнее, но бытует и такой взгляд. «Чума моделирования», «сухая (или бумажная) химия», «мертвая биология» — вот неко-

торые из характеристик, отпускаемых порой в адрес экспансии моделирования.

Где же правда? И где же, наконец, та модель, что соответствует объекту? Тут возникает вопрос: какова цель? Ведь модель не может соответствовать объекту полностью. Это и не нужно. Она должна замещать его лишь в каких-то отношениях. В каких именно — определяется соотношением целей и возможностей.

Для многих моделей основная цель — ухватить, описать, объяснить какой-либо отдельный эффект. Почему небо голубое? Почему огонь светится? Почему гибриды гороха расщепляются 3 : 1? Такие вопросы и решаются. Здесь модель соответствует объекту преимущественно в одном отношении — в том, что касается данного эффекта. Каков механизм эффекта — вот основной решаемый вопрос.

Открытие эффекта и осознание (лучше сказать «разгадывание»?) его возможного механизма часто идут рука об руку, выделить эффект без гипотез о механизме удается далеко не всегда. Примеры — все то же расщепление гибридов, на которое до Г. Менделя смотрели и не видели; модели «генетического ламаркизма», разобранные нами в главе «Наследование» позволяют разумно (мы избегаем здесь говорить «правильно») ставить вопросы о переходе приобретенных признаков в наследуемую форму и разрушают старую дискуссию, построенную по принципу «все или ничего».

Смотреть и видеть — не одно и то же. Эта мысль по отношению к искусству и науке давно уже существует в ранге банальности, от чего, увы, притупляется ощущение ее значимости. Моделирование поставляет очки, через которые можно увидеть эффект, зеркало, в котором видпа суть эффекта — его механизм.

Процесс эволюции, однако, не сводится к одному-двум эффектам. Нежелание с этим считаться приводит к тому, что по поводу многих значимых эффектов раздается громкое «кукареку» и является на свет «новая концепция» эволюции. Эффекты нейтральной изменчивости и умножения генов, отдаленной гибридизации и переноса генетического материала вирусами и другие интересны и заслуживают изучения. Но вряд ли стоит рассчитывать, что какой-нибудь из их механизмов возьмет и объяснит эволюцию.

Ситуация складывается странная. Казалось бы, по мере накопления новых эффектов и разгадывания их меха-

низмов процесс эволюции должен становиться понятнее. К сожалению, умножение знаний о деталях не ведет автоматически к углублению понимания целого.

Беда в том, что в пышной теории эволюции отсутствует процедура сборки целостной картины из разнообразных фрагментов. И, увы, можно сделать такое предсказание: как только какой-нибудь отчаянно смелый коллектив начнет организовывать эту сборку, тут же окажется, что накопленные знания о фрагментах, эффектах не годятся для такого использования. Они добывались не для этого, и многие важные для сборки детали остались неизвестными.

Мы не знаем, как организовать сборку. Можно совершить «шаг отчаяния»: собрать из всех эффектов огромную имитационную модель, заложить ее в ЭВМ, разыграть несколько сценариев и посмотреть, что получится а потом сравнить с эмпирическими данными об эволюции. Этот шаг был бы безусловно полезен хотя бы тем, что инициировал бы многие исследования, посвященные количественной информации, необходимой для сборки, а сама большая модель стала бы своеобразным банком эволюционных знаний. В результате же такого моделирования появилось бы новое знание о процессах сборки, имея которое можно сделать следующий шаг.

А что мы это все о моделях? Неужели в биологии нет других способов рассуждения? Вопрос этот неожиданно сложен. Все зависит от того, где положить границу понятию «моделирование». В принципе вполне логично любое сопоставление реальному объекту идеального называть моделированием. Тогда в классическом силлогизме: «Все люди смертны, Сократ — человек, следовательно Сократ смертен» — можно усмотреть моделирование. Единичный объект «Сократ» моделируется как идеализированный «человек», про которого имеется формальное знание: «человек смертен». В результате это знание относится к Сократу. «Сократ — человек» — вот и вся модель. Такое упрощенное, бесструктурное моделирование лежит все же за пределами наших представлений об этой деятельности.

Еще далее от них отстоит такой способ организации научной деятельности и ее результатов, широко распространенный в биологии. Сравниваются между собой классы объектов или процессов. Выделяются и фиксируются их сходства и различия. В результате организуется понимание и создается пространство для дальнейшего движения.

Яркий пример — деятельность вокруг *биогенетического закона*. Суть закона — параллелизм индивидуального развития и истории вида (*онтогенеза* и *филогенеза*). У человеческого эмбриона, к примеру, на определенной стадии развития имеются жабры. Это может трактоваться в духе биогенетического закона как наследство от рыбоподобных предков. Но параллелизм не является полным. Иногда, например, не предковые формы уходят в ранние стадии развития, а напротив, то, что было ранней стадией, становится основной. Предковая же основная форма при этом исчезает. Находя, описывая и классифицируя различные случаи нарушения и подтверждения биогенетического закона, биологи создали интересную и важную область исследования.

Биология многим обязана сравнительному методу, но не удается с его помощью объяснять и предсказывать эволюционную динамику. Распространенный способ фиксации знаний об эволюции в виде списка «аксиом» или «постулатов» и сопутствующие ему способы рассуждения с помощью простых противопоставлений типа случайность — неслучайность, направленность — ненаправленность тоже не дотягиваются до этой задачи. Нужен количественный язык, нужно моделирование.

Составители «аксиоматик» для эволюционных теорий оказываются сейчас в сложном положении. Все больше открывается новых эффектов, которые в принципе могут играть заметную роль в теории эволюции. Переход приобретенных признаков в наследуемую форму не исключен, поток информации от органов к половым клеткам — почему бы и нет (в принципе), нейтральная изменчивость — пожалуйста, генетическая инфекция — бывает... Теперь надо выяснить значимость этих эффектов для целого, для динамики эволюции. Простых средств сделать это нет. Построение имитационных моделей потребует огромного числа измерений, чтобы выяснить количественные характеристики этих эффектов, а не только их качественную возможность.

Все может быть, почти все дозволено... Такая ситуация складывается не только в теории эволюции. В физике твердого тела эффектов столь много, что некоторые молодые теоретики приходят к такой грубовато-шутливой характеристике сложившейся ситуации: «И для всякого осла где-то травка проросла». Все, что придумывается без нарушений фундаментальных законов, где-то и как-то может быть обнаружено и подтверждено, по крайней

мере, качественно. Это преувеличение. Не все, но почти все, большая часть достаточно профессиональных придумок в конце концов оправдывается.

Из калейдоскопа эффектов и их механизмов надо собрать модель, описывающую объект как целое. Если не указано предполагаемое использование такого описания, то задача становится бессмысленной. Невозможно соответствие объекту вообще. Важно, в чем именно надо добиваться такого соответствия, как модель будет работать.

Для физики твердого тела сборные модели часто должны в конечном итоге использоваться при описании «жизни» элемента из технического устройства и это описание должно быть достаточным для проектирования. Цель сборки приходит из приложений.

Представима ли прикладная цель теории эволюции? Мы полагаем, да. Здесь наш рассказ приобретает фантастическую окраску, но не потому, что речь пойдет о невозможном, нет. Возможное, но еще не существующее — такой статус имеет предмет обсуждения.

Когда речь идет об эволюции техносферы, то в действительности имеется в виду эволюция человеческой мысли и деятельности. Без них техносфера есть собрание полезного хлама, который может только стареть и разваливаться. Человечество подошло к такому порогу, когда оно может запустить управляемую эволюцию техносферы по законам Жизни. Эта «техносфера № 2» будет в то же время и «Жизнью № 2». Не придумывание шагов эволюции, а ее запуск, создание базы, рамок, основных правил — таковы примерно будут функции человека в этой системе. А шаги эволюции техносфера № 2 будет делать сама. Вплотную к этому подошли некоторые проекты «думающих» машин 5-го поколения.

Создание «техносферы № 2» — это не бионика и не биотехнология (хотя, конечно, может содержать в своей элементной базе и бионические и биотехнологические элементы). Имея такую прикладную проблему в качестве одного из основных мотивов деятельности, теория эволюции получит новые стимулы к развитию, а моделирование эволюционной динамики — конкретные цели.

«Только кончив задуманное сочинение, мы уясняем себе, с чего нам следовало бы начать» (Блез Паскаль). Впрочем, это уже другая история.

PS. За то время, что книга шла к издательству, а от него — к читателю, произошли изменения, подтверждающие: время фантастического проекта «Техносфера № 2»

пришло. Движение начинается с компьютеров. В машинах шестого и, отчасти, пятого поколений совершаются переходы от программирования к обучению и от моделей, составляемых человеком, к самостоятельно эволюционирующим системам связей. (См.: На пути к искусственному интеллекту.— М.: Мир, 1987; Гуляев Ю. В. и др. На пути к эволюционной информатике // Вестник АН СССР.— 1987.— Вып. 11.) Переход к таким машинам столь радикален, что естественнее относить их не к шестому поколению, а ко второму царству (по аналогии с биосистематикой). Имеют они и свое «филогенетическое древо», не такое, как у обычных программируемых машин.

Для машины второго царства надо ставить формализованные цели и организовывать «контакт с действительностью». Остальное они, набираясь опыта, сделают сами. При этом используются, конечно, алгоритмы эволюционного процесса. Адаптация имеет свои минусы: трудно учитывать концептуальные ограничения, а без этого система может плохо работать в ситуациях, далеких от встречавшихся ранее. Для программируемых машин таких проблем не возникает. Хорошо бы соединить достоинства двух царств, гибко сочетая программируемость и адаптацию.

В группе красноярских эволюционистов (к которой принадлежим и мы) также начаты разработки, посвященные машинам второго царства (Охонин В. А. Вариационный принцип в теории адаптивных сетей // Красноярск. Препринт № 61—Б, ИФ СО АН СССР, 1987; Барцев С. И., Охонин В. А. Адаптивные сети обработки информации // Красноярск. Препринт № 59—Б, ИФ СО АН СССР, 1987).

Вкратце идея такова: вычислительная машина состоит из большого числа параллельно работающих автоматов — нейронов, связанных между собой. Обучение состоит в оптимизации связей градиентным методом или его модификациями. *Сдвиги за шаг обучения вычисляются самой сетью автоматов в акте двойственного функционирования* (также в параллельном режиме). Обыкновенная двойственность (метод множителей Лагранжа) удачно ложится на структуру параллельных самооптимизирующихся сетей. В Красноярске такие сети существуют в виде программных имитаторов на обычных ЭВМ, решают при этом задачу коммивояжера, играют в простые игры, распознают образы. Машины второго царства — это еще не техносфера № 2, но они могут породить ее.

КОММЕНТАРИИ К СПИСКУ ЛИТЕРАТУРЫ

Во многих публикуемых статьях и книгах мелькает фраза: список литературы не претендует на полноту. Количество выходящих изданий столь велико, что хорошо, если список литературы претендует на полноту и «во втором приближении», т. е. библиография, данная в литературе из списка, полноценно отражает состояние области науки. Но это достигается не всегда. Иногда возникает впечатление, что по поводу одной проблемы могут возникать не взаимодействующие между собой направления науки, развивающиеся одновременно, но никак не связанные: представители одного не читают трудов другого.

Наш список эклектичен и заведомо не полон, но довольно представителен во втором приближении. Он включает в основном те работы, которые цитировались в тексте. По возможности для ссылок выбирались популярные статьи и книги на русском языке, изучение которых не требует предварительной подготовки. Из приведенного списка можно выделить несколько кругов чтения.

В качестве первого круга для ознакомительного чтения можно взять популярные книги по теории эволюции [26, 51] и общим вопросам биологии [71, 72]. Для понимания идеи эволюции желательно представлять, как эта идея эволюционировала [104]. Полезно также познакомиться с историей генетики [27]. Знаменитая книга Э. Шредингера [115] важна и как элемент истории, и как блестящий научный и в то же самое время популярный текст.

Итак, один из вариантов — семь небольших книг [26, 27, 51, 71, 72, 104, 115]. Сборник статей ведущих зарубежных эволюционистов [119] хорошо дополнит картину.

Круг второй — учебники и третий — монографии и научные статьи должны формироваться в зависимости от конкретных целей. Есть все же классики, чьи труды надо «знать в лицо». Из приведенного списка это безусловно относится к Ч. Дарвину [38] и Дж. Уотсону [102]. Труды Дж. Б. С. Холдейна [110], С. С. Четверикова [122],

А. Н. Северцова [89] также могут быть включены в этот ряд.

Мы отдаем себе отчет в том, что возможность изучить науку исключительно по книгам весьма проблематична. Наука для ученого есть во многом искусство и ремесло научной деятельности, а этому только по книгам не научиться, надо включаться в саму деятельность и желательно — в хорошей компании. И все же чтение и понимание красивых работ могут доставить немало радости.

Счастливого Вам пути в дальнейшем путешествии в мире биологической эволюции!

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Азимов А. Вид с высоты.— М.: Мир, 1965.
2. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях.– М.: Наука, 1983.
3. Анохин П. К. Системогенез как общая закономерность эволюции // Избранные труды. Философские аспекты теории функциональных систем.— М.: Наука, 1978.— С. 125—151.
4. Антонов А. С. Мы похожи, но насколько: (Новое в молекулярной биологии: геносистематика).— М.: Знание, 1975.
5. Анфинсен К. Молекулярные основы эволюции.— М.: Изд-во иностр. литературы, 1962.
6. Арнольд В. И. Обыкновенные дифференциальные уравнения.— М.: Наука, 1985.
7. Арнхейм Р. Искусство и визуальное восприятие.– М.: Прогресс. 1974.
8. Астауров Б. Л. Homo sapiens et humanus — Человек с большой буквы // Новый мир.–1971.— № 10.— С. 214—224.
9. Бауэр Э. С. Теоретическая биология.— М.; Л.: Изд-во ВИЭМ, 1935.
10. Бахтин М. М. Проблемы поэтики Достоевского.— М.: Советский писатель, 1963.
11. Беляев Д. К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикации животных // Природа.— 1979.— № 2.— С. 36—45.
12. Берг Л. С. Труды по теории эволюции. 1922—1930.— Л.: Наука, 1977.
13. Берг Р. Л., Колосова Л. Д. О закономерностях эволюции на примере комплексных преобразований признаков при дивергенции видов вероник // Проблемы эволюции. Т. 4.– Новосибирск: Наука, 1975.— С. 180—186.
14. Блехман И. И., Мышкис А. Д., Пановко Н. Г. Прикладная математика: предмет, логика, особенности подходов.— Киев: Наук. думка, 1976.
15. Блехман И. И., Мышкис А. Д., Пановко Н. Г. Механика и прикладная математика: логика и особенности приложений математики.— М.: Наука, 1983.
16. Бляхер Л. Я. Проблема наследования приобретенных признаков. История априорных и эмпирических попыток ее решения.— М.: Наука, 1971.
17. Нильс Бор. Жизнь и творчество: Сб. статей.– М.: Наука, 1967.
18. Бородай Ю. М. К вопросу о социально-психологических аспектах происхождения первобытно-родовой общины // Принципы историзма в познании социальных явлений.— М.: Наука, 1972.– С. 170—232.

19. Вейнберг С. Первые три минуты.— М.: Наука, 1972.
20. Вернадский В. И. Биосфера // Избр. соч. Т. 5.— М.: Изд-во АН СССР, 1960.— С. 7—102.
21. Вернадский В. И. Живое вещество.— М.: Наука, 1975.
22. Вигнер Е. Этюды о симметрии.— М.: Мир, 1971.
23. Викрамасингхе Ч. Размышления астронома о биологии // Курьер Юнеско.—1982.– Июнь.— С. 36—38.
24. Волькенштейн М. В. Сущность биологической эволюции // Успехи физич. наук.—1984.— Т. 143, Вып. 3.— С. 429—466.
25. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование.— М.: Наука, 1976.
26. Воронцов Н. Н. Теория эволюции: истоки, постулаты и проблемы.— М.: Знание, 1984.
27. Гайсинович А. Е. Зарождение генетики.— М.: Наука, 1967.
28. Георгиевский А. Б. Проблемы преадаптации.– Л.: Наука, 1974.
29. Гершензон С. М. Основы современной генетики.— Киев: Наукова думка, 1983.
30. Гиббс Дж. В. Термодинамика. Статистическая механика.— М.: Наука, 1982.
31. Гик Е. Я. Занимательные математические игры.— М.: Знание, 1982.
32. Гиляров А. М. Хищник вызывает рост защитных образований у своих жертв // Природа.—1982.— № 1.— С. 122—123.
33. Гнеденко В. В., Хинчин А. Я. Элементарное введение в теорию вероятностей.— М.: Наука, 1970.
34. Голубовский М. Д. Организация генотипа и формы наследственной изменчивости эукариотов // Успехи совр. биологии.– 1985.— Т. 100, Вып. 3.— С. 323—339.
35. Горбань А. Н. Обход равновесия.— Новосибирск: Наука, 1984.
36. Грант В. Эволюция организмов.— М.: Мир, 1980.
37. Гривелл Л. А. Митохондриальная ДНК // В мире науки.— 1983.— № 5.— С. 36—49.
38. Дарвин Ч. Происхождение видов.– М.; Л.: Биомедгиз, 1937.
39. Дильман В. М. Большие биологические часы (Введение в интегральную медицину).— М.: Знание, 1981.
40. Динамика численности лесных насекомых/Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г., Недорезов Л. В., Кондаков Ю. П., Киселев В. В.— Новосибирск: Наука, 1984.
41. Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных.— Л.: Изд-во ЛГУ, 1954.
42. Дорн А. Принципы смены функций.—М.; Л.: Биомедгиз, 1937.
43. Дубинин Н. П. Новое в современной генетике.— М.: Наука, 1986.
44. Дубинин Н. П. Об удвоении мутаций у человека // Докл. АН СССР. 1983.– Т. 271, № 5.— С. 1242—1245.
45. Дьюсбери Д. Поведение животных. Сравнительные аспекты.— М.: Мир, 1981.
46. Завадский К. М. Вид и видообразование.— Л.: Наука, 1968.
47. Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции.— Л.: Наука, 1977.
48. Заварзин Г. А. Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей.— М.: Наука, 1974.
49. Захаров А. А. Муравей, семья, колония.— М.: Наука, 1978.

50. Иванцицкий Г. Р., Кринский В. И., Сельков Е. Е. Математическая биофизика клетки.— М.: Наука, 1978.
51. Камшилов М. М. Эволюция биосферы.— М.: Наука, 1979.
52. Кейт Люкас. Эволюция функций животных. I // Журн. эволюц. биохим. физиол.–1986.— Т. 22, № 1.— С. 3—10; II // Там же. № 6.— С. 525—531.
53. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности.— М.: Мир, 1985.
54. Киреевский И. В. Критика и эстетика.— М.: Искусство, 1979.
55. Конан Дойл А. Собр. соч. Т. 8.— М.: Правда, 1966.
56. Кондратов А. М. Звуки и знаки.— М.: Знание, 1978.
57. Красилов В. А. Предки покрытосеменных//Проблемы эволюции. Т. 4.— Новосибирск: Наука, 1975.– С. 76—106.
58. Кроу Дж. Гены, которые нарушают законы Менделя // Молекулы и клетки. Т. 7.— М.: Мир, 1982.— С. 61—77.
59. Лакатос И. Доказательства и опровержения.— М.: Наука, 1967.
60. Лакатос И. (Lakatos I.). Newton's effect on scientific standarts // Philosophical papers. V. 1. The methodology of scientific research programmes.— Cambridge etc., 1978.— P. 193—222.
61. Леб Ж. Организм как целое с физико-химической точки зрения.– Л.: Гос. изд-во, 1926. (Современные проблемы естествознания, книга 33).
62. Левонтин Р. Генетические основы эволюции.— М.: Мир, 1978.
63. Лобашев М. Е. Генетика.— Л.: Изд-во ЛГУ, 1967.
64. Любищев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов: Сборник статей.— М.: Наука, 1982.
65. Любищев А. А. О постулатах современного селектогенеза// Проблемы эволюции. Т. 3.— Новосибирск: Наука, 1973.— С. 31—56.
66. Любищев А. А. Сборник статей.— Л.: Наука, 1982.
67. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974.
68. Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога.— М.: Изд-во иностр. литературы, 1947.
69. Маргулис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки.– М. Мир, 1983.
70. Мах Э. Механика. Историко-критический очерк ее развития.— С.-Петербург: Общественная польза, 1909.
71. Медавар П., Медавар Дж. Наука о живом. Современные концепции в биологии.— М.: Мир, 1983.
72. Медников Б. М. Аксиомы биологии.— М.: Знание, 1982.
73. Мейен С. В. Проблема направленности эволюции // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т. 7.— М.: Изд-во ВИНИТИ, 1975.— С. 66—117.
74. Моисеев Н. Н. Математика ставит эксперимент.— М.: Наука, 1979.
75. Мурзаев Э. М. Лев Семенович Берг.— М.: Наука, 1983.
76. Мэйнард Смит Дж. Эволюция полового размножения.— М.: Мир, 1981.
77. Неймап Б. Я. Индустрия микробов.— М.: Знание, 1983.
78. Общая биология. Учебник для 9–10 классов.– М.: Просвещение, 1982.
79. Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции.— М.: Мир, 1973.

80. Пайерлс Р. Построение физических моделей // Успехи физ. наук.—1983.— Т. 140, вып. 2.— С. 315—332.
81. Платон. Избранные диалоги.— М.: Художественная литература, 1965.
82. Прозоров А. А. Генетическая трансформация и трансфекция.— М.: Наука, 1980.
83. Пуанкаре А. О науке.— М.: Наука, 1983.
84. Рассел Д. А. Массовые вымирания позднего мезозоя // В мире науки.— 1983.— № 1.— С. 46—55.
85. Ратпер В. А. Информационные модели молекулярно-генетических систем управления // Математическое моделирование жизненных процессов.— М.: Мысль, 1968.— С. 108—123.
86. Ратнер В. А. Математическая популяционная генетика (элементарный курс).— Новосибирск: Наука, 1977.
87. Решетов В. Ю. В. О. Ковалевский.— М.: Просвещение, 1986.
88. Романовский Ю. М., Степанова Н. В., Чернавский Д. С. Математическое моделирование в биофизике.— М.: Наука, 1975.
89. Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939.
90. Семевский Ф. Н., Семенов С. М. Математическое моделирование экологических процессов.— Л.: Гидрометеоиздат, 1982.
91. Свирежев Ю. М., Пасеков В. П. Основы математической генетики.— М.: Наука, 1982.
92. Симпсон Дж. Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки.— М.: Мир, 1983.
93. Соколов В. С. Полвека размышлений о биологии // Природа.— 1983.— № 6.— С. 118—120.
94. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция.— М.: Мир, 1982.
95. Тарасов В. А. Молекулярные механизмы репарации и мутагенеза.— М.: Наука, 1982.
96. Татаринов Л. П. Как исчезли динозавры // Природа.— 1980.— № 4.— С. 31—39.
97. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции.— М.: Наука, 1977.
98. Тимофеев-Ресовский Н. В., Ромпе Р. Р. О статистичности и принципе усилителя в биологии // Проблемы кибернетики. Вып. 2.— М.: Физматгиз, 1959.
99. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции.— М.: Наука, 1973.
100. Томилин Н. В. Генетическая стабильность клетки.— Л.: Наука, 1983.
101. Уголев А. М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций: Элементы современного функционализма.— Л.: Наука, 1985.
102. Уотсон Дж. Молекулярная биология гена.— М.: Мир, 1978.
103. Фейнман Р., Лэйтон Р., Сэндс М. Фейнмановские лекции по физике. Вып. 3.— М.: Мир, 1965.
104. Филипченко Ю. А. Эволюционная идея в биологии.— М.: Наука, 1977.
105. Фок В. А. Теория пространства, времени и тяготения.— М.: Физматгиз, 1961.
106. Форрестер Дж. Мировая динамика.— М.: Наука, 1978.

107. Философская энциклопедия. В 5 томах.— М.: Советская энциклопедия, 1960–1970.
108. Хесин Р. Б. Непостоянство генома.— М.: Наука, 1984.
109. Хинтикка Я. Логико-эпистемологические исследования.— М.: Прогресс, 1980.
110. Холдэн Дж. Факторы эволюции.— М.; Л.: Биомедгиз, 1935.
111. Чайковский Ю. В. История открытия Ч. Дарвина. Опыт методологического анализа // Природа.— 1986.— № 6.— С. 87—94.
112. Четвериков С. С. Проблемы общей биологии и генетики (воспоминания, статьи, лекции). Новосибирск: Наука, 1983.
113. Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968.
114. Шноль С. Э., Смирнов Б. Р., Задонский Г. И., Ровинский А. Б. Равнодушное перо рецензента // Химия и жизнь.–1982.– № 7.– С. 68–70.
115. Шредингер Э. Что такое жизнь с точки зрения физика.— М.: Атомиздат, 1972.
116. Щедровицкий Г. П. Проблемы методологии системного исследования.– М.: Знание, 1964.
117. Щедровицкий Г. П. Синтез знаний: проблемы и методы // На пути к теории научного знания.– М.: Наука, 1984.– С. 67–109.
118. Эволюционная генетика (К 100-летию со дня рождения Ю. А. Филипченко).– Л.: Изд-во ЛГУ, 1982.
119. Эволюция.– М.: Мир, 1981.
120 Эволюция генома. М.: Мир, 1986.
121. Эйген М., Винклер Р. Игра жизни.– М.: Наука, 1979.
122. Эйнштейн А. Собр. научн. трудов. Т. 4. М.: Наука, 1967.
123. Энгельс Ф. К истории первоначального христианства // Маркс К., Энгельс Ф. Собр. соч.– М.: Госполитиздат, 1962. Изд. 2.– Т. 22.– С. 467–492.
124. Эразм Роттердамский. Философские произведения.– М.: Наука, 1987.
125. Эфроимсон В. Родословная альтруизма // Новый мир.– 1970.– № 10.– С. 193–214.
126. Юдин А. Л. Ядерно-цитоплазматические взаимодействия и клеточная наследственность у амеб.– Л.: Наука, 1982.
127. Юный художник.– 1982.– № 12.
128. Яблоков А. В. Фенетика: Эволюция, популяция, признак.– М.: Знание, 1980.
129. Яблонский Г. С., Быков В. И., Горбань А. Н. Кинетические модели каталитических реакций.– Новосибирск: Наука, 1983.

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

Азимов А. 17, 198
Андерсен Г. Х. 191
Анохин П. К. 151, 152, 198
Антонов А. С. 130, 198
Анфинсен К. 31, 198
Аристотель 49
Арнольд В. И. 63, 198
Арнхейм Р. 44, 198
Аррепиус С. 172

Бахтин М. М. 44, 198
Беляев Д. К. 119, 198
Берг Л. С. 25, 187, 198
Боголюбов Н. Н. 26, 163
Больцман Л. 15
Бор Н. 42, 43, 198
Бэтсон В. 86, 87, 121

Ван-дер-Ваальс Я. Д. 37
Вант-Гофф Я. Х. 21
Вейнберг С. 24, 199
Вернадский В. И. 61, 169, 172, 199
Вигнер Е. 28, 199
Викрамасингхе Ч. 172, 199
Вильрафт М. 83
Власов А. А. 26
Волькенштейн М. В. 25, 199
Вольтерра В. 179, 199
Воронцов Н. Н. 6, 199, 201

Гайсинович А. Е. 121, 199
Галилей Г. 15, 21, 49
Гейзенберг В. 39, 43
Гельмгольц Г. 164, 172
Гете И. В. 81
Гиббс Дж. 15, 104, 199
Глотов Н. В. 201
Голубовский М. Д. 146, 199
Грант В. 36, 84, 199
Грунтгуйден 172

Дарвин Ч. Р. 8, 9, 12, 17–19, 23, 25, 29, 55–58, 71, 78, 81, 89, 118, 134, 167, 187, 191, 196, 199
Дженкинс Ф. 78
Догель В. А. 165, 199
Дорн А. 151, 165, 199
Достоевский Ф. М. 44, 116

Жакоб Ф. 145, 146

Завадский К. М. 74, 75, 190, 199
Заварзин Г. А. 158, 165, 199
Захаров А. А. 112, 199

Иоганнсен В. 54, 120, 121, 123, 158, 173, 181

Камшилов М. М. 107, 200
Кейт Люкас 151, 152, 200
Кеплер И. 21, 34
Кермак 155
Киреевский И. В. 114, 200
Ковалевский В. О. 23
Колчинский Э. И. 190, 199
Коллингвуд Р. Дж. 13
Кон Ф. 172
Конан Дойл А. 18, 200
Конт О. 108
Коперник Н. 34, 42, 46, 48
Корренс К. 121
Крик Ф. 166
Кулон Ш. 21, 25

Лакатос И. 34, 58, 169, 200
Ламарк Ж. 57, 187
Ландау Л. Д. 26
Лаплас П. 28
Леб Ж. 31, 200
Левонтин Р. 177, 200
Лейбниц Г. В. 27
Леонардо да Винчи 49

Ло Гуань-чжун 114
Лотка А. 179
Лысенко Т. Д. 140
Любищев А. А. 25, 133, 200
Ляпунов А. А. 87

Майр Э. 69, 77, 78, 79, 83, 86, 200
Мак-Клинток Б. 146
Максвелл Дж. 15, 191
Мальтус Т. 9, 12, 15
Маршаль фон 172
Мах Э. 21, 200
Медников Б. М. 58, 176, 177, 200
Мендель Г. 54, 120, 121, 123, 125, 126, 129, 158, 173, 181, 192
Милль Дж. С. 27
Моисеев Н. Н. 6, 200
Моно Ж. 145, 146
Морган Т. Г. 121
Мэйнард Смит Дж. 110, 111, 117, 200
Мэтью 155

Найт Т. 121
Ньютон И. 15, 19, 22, 25, 34, 42, 46, 48, 52, 171

Ом Г. С. 35, 47
Опарин А. И. 61
Охонин В. А. 6, 103, 131

Пайерлс Р. 33–35, 37, 39, 41–44, 46, 47, 53, 201
Паркинсон 160
Паскаль Б. 5, 195
Пастер Л. 170
Пети 79
Пифагор 20
Платон 7, 9, 15, 201
Полетаев И. А. 146
Птолемей 34
Пуанкаре А. 52, 201

Рабле Ф. 17
Райт 12
Резерфорд Э. 34
Рихтер Г. Э. 172
Ромпе Р. Р. 87, 201

Сажре О. 121
Свирежев Ю. М. 6, 201
Северцов А. Н. 164, 165, 197, 201
Семевский Ф. Н. 97, 201
Семенов С. М. 97, 201
Симпсон Дж. 24, 201
Сократ 193
Спенсер Г. 133, 166

Татаринов Л. П. 84, 201
Тимирязев К. А. 89, 187
Тимофеев-Ресовский Н. В. 86, 87, 201
Томпсон У. 172
Трайверс Р. Л. 110

Уголев А. М. 149, 157, 201
Уотсон Дж. 166, 196, 201
Успенский Э. 45
Уэлдон В. 89

Фаллерони 72
Филипченко Ю. А. 146, 201, 202
Фишер Р. А. 12, 131
Фок В. А. 14, 201
Фриз де Г. 121

Хесин Р. Б. 141, 201
Хинтикка Я. 20, 201
Хойл Ф. 172
Холдейн Дж. Б. С. 9, 12, 61, 79, 131, 196, 202

Чермак Э. 121
Четвериков С. С. 179, 181, 196, 202
Чуковский К. И. 31
Чураев Р. Н. 146

Шмальгаузен И. И. 64, 202
Шредингер Э. 196, 202
Штерн А. С. 116

Щедровицкий Г. П. 20, 202

Эвери О. 166
Эйнштейн А. 14, 20, 39, 42, 44, 50, 202
Энгельс Ф. 115, 202
Эразм Роттердамский 187, 202

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Автосинхронизация деления 145
Адаптация 88
Аллель 120, 123
– доминантный 125
– рецессивный 126
Альтруизм 108
– кажущийся 109
– коалиционный 112
– реципрокный 110
Апалогия 38, 41

Биогеоценоз 68
Биология молекулярная 121
Биосфера 60
Биота 60
Биотип 75
Биоценоз 120, 130

Вирион 135
Волна жизни 179
Время отбора 143
Всеведение логическое 28

Газ идеальный 36
Гамета 125
Ген 120, 123
Генетика математическая 71
Геном 132
Геносистематика 76
Генотень 63
Генотип 123
– обобщенный 158
Геноценоз 120, 130
Гетерозис 175
Гибридизация 82
Гипотеза 41
– Черной королевы 105
Группа морфобиологическая 75

Дарвинизм 55, 56
Демонстрация возможности 39, 41
Дивергенция 82
ДНК клеточная 133
– основная 136
– полезная 138
– факультативная 136
– эгоистичная 138
Драйв мейотический 127
Дрейф 103
Дупликация 122

Евклидовость геометрии 20
Единица наследуемая 143

Закон биогенетический 194
– Кулона 21, 25
– Менделя второй 126
– – первый 125, 129
– Ома 35, 47
Зигота 125
«Зоопарк моделей» 40

Изменчивость 173
Изолированность биологическая 169
Изореагент 75
Инвариант 133
Инвариантность отрицательная 170
Инфекция генетическая 133

Кариотип 143
Кварк 34
Кентавр 8
Классификация моделей 33
Кодон 124
Колебание химическое 40
– экологическое 179
Компонента балансовая 137

Компонента классическая 137
Конвергенция 82, 151
Корреляция признаков 118
Коэффициент размножения 9, 72, 160
Кроссинговер 135

Ламаркизм генетический 133, 140
Локус 120, 123

Матемазавр 11
Метка 111
Мир возможный 27
Митохондрия 135
Миф 5
Множество возможностей 10
– возможных генотипов 62
– Мэтью – Кермака 155
Моделирование 5
Модель 20
– абсолютно пьяного человека 38
– балансовая 116
– блочной организации генотипа 189
– Дарвина 56
–, ее разновидности 33
– имитационная 33, 51
– кварковая 120
– классическая 116
– Менделя – Иоганнсена 120, 123
– по аналогии 38
– феноменологическая 36, 41
– эвристическая 35, 37, 41
Модификация индивидуального развития 88
Мозаичность условий среды 179
Мутация 173

Наследование 133
Ниша экологическая 77

Объяснимость 24
Онтогенез 194
Операционализм 52
Оперон 124
Определение жизни 31
Опровержение возможности 39
Оптика геометрическая 29
Опыт 49
Организм 167
Отбор дестабилизирующий 119
Отклик линейный 35

Панмиксия 67
Параметр мальтузианский 95
Партеногенез 117
Петля альтруизма 113
Пластида 135
Поведение функциональное 152
Подвид 75
Полувид 74
Понимание 14, 52
Популяция 67
– местная 75
Преадаптация 156
Презумпция осмысленности 42
Приближение 35, 41
Принцип оптимальности 101
Пространство возможностей 10
– метрическое 71
– фазовое 63

Радиус скрещивания 78
Разделение времен 162
Размножение половое 16, 120
Разновидность 134
Реализуемость устойчивая 103
Редукционизм 28
Релятивизация наследуемых единиц 182
Репарация 150
Репликон 124
Рецессивность 120

Самоопределение 31
Сегрегон 124
Симбиоз 167
Система иммунная 179
Сооптимальность 102
– аллелей 130
Состояние климаксное 102
– терминальное 102
Способность функциональная 152
Среда генетическая 67
Субпопуляция 180
Сценарий 23

Тахигенез 186
Теорема основная о естественном отборе 131

Теорема Пифагора 20
Теория приливов 21
– эволюции математическая 12
Теплород 34
Триггер генетический 145

Упрощение 35, 41
Уравнение Ван-дер-Ваальса 37
Устойчивость биогеоценозов 99

Фен 151
Феногруппа 75
Филогенез 194
Фон сравнения 10
Формация эволюционная 190

Хромосома 120
Цистрон 124, 142

Эволюция 7
Эгоизм генетический 109
Экотип 75
Экоэлемент 75
Эксперимент 49
– мысленный 39, 41
Элемент среды косный 66
Энтропия 22
Эпиген 147
Эритроцит 122
Эукариот 135
Эфир 35
Эффект дрейфа 103

SOS-репарация 150

Горбань Александр Николаевич, Хлебопрос Рэм Григорьевич

Демон Дарвина: Идея оптимальности и естественный отбор

Редактор *А. С. Левина, Л. А. Чульский*
Художественный редактор *Т. Н. Кольченко*
Технический редактор *С. Я. Шкляр*
Корректоры *М. В. Петанов, М. Н. Дронова*

ИБ № 32560

Сдано в набор 25.11.87. Подписано к печати 06.04.88. Т-09547.
Формат 84×108/32. Бумага тип. № 2. Гарнитура обыкновенная новая.
Печать высокая. Усл. печ. л. 10,92. Усл. кр.-отт. 11,34. Уч.-изд. л. 11,98.
Тираж 28500 экз. Заказ № 1066. Цена 80 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука»
Главная редакция физико-математической литературы
117071 Москва В-71, Ленинский проспект, 15

2-я типография издательства «Наука»
121099 Москва Г-99, Шубинский пер., 6