

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ДИАЛЕКТИЧЕСКИЕ  
ПРОТИВОРЕЧИЯ  
В ПРИРОДЕ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
МОСКВА 1967

*Сборник посвящен философским проблемам естествознания. На конкретном научном материале физики, астрономии, геологии, биологии, нейрофизиологии авторы анализируют противоречивость развития объективного мира как органического, так и неорганического. Ставят ряд новых вопросов, касающихся противоречий в процессах природы.*

Ответственный редактор

**М. Н. РУТКЕВИЧ**

## **ПРОТИВОРЕЧИЯ МЕЖДУ ИНДИВИДУАЛЬНЫМ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИМ РАЗВИТИЕМ — ДВИЖУЩАЯ СИЛА ЭВОЛЮЦИИ**

С. С. ШВАРЦ

Изучение приспособлений различных форм жизни к условиям внешней среды издавна служит важнейшим путем познания механизмов эволюционного процесса.

В настоящее время биология многих видов изучена очень полно, и это дает возможность показать, сколь глубокими и тонкими приспособительными особенностями обладают окружающие нас животные и растения. Эти приспособления не ограничиваются внешними морфологическими признаками (школьный пример: редукция пальцев у быстро бегающих особей), а охватывают буквально все признаки организма, от психологических до биохимических и биофизических.

Оказалось, например, что в зависимости от топографии местности, определяющей структуру животного поселения, разновидности одного и того же вида обладают наследственно закрепленными различиями в отношениях между самцами и самками, между молодыми и взрослыми животными. Эти различия определяют способность вида наилучшим образом использовать жизненные ресурсы отдельных территорий в разных условиях среды. Естественно, что такие различия ускользали из поля зрения исследователей вплоть до последнего времени, когда была разработана методика моделирования экологических явлений в лабораторных условиях.

Другой пример иллюстрирует не менее существенную сторону интересующего нас вопроса. В последние годы

своеобразной зоологической знаменитостью сделалась вьетнамская крабоядная лягушка, внешне очень сходная с весьма обычным видом — лягушкой тигровой. Амфибии — типично пресноводные животные. Ни один вид амфибий не способен существовать в воде повышенной солености. Один процент — вот предел солености, который выдерживают даже самые стойкие виды. Крабоядная же лягушка превосходно развивается в морских лиманах, в которых соленость воды превышает три процента! Экологическое значение этой особенности крабоядной лягушки понятно — она приобрела способность осваивать водоемы, недоступные для других видов, вышла из-под влияния своих ближайших конкурентов, освоила новую сферу жизни, преодолела один из основных экологических барьеров — осмотический.

Биохимические особенности крабоядной лягушки оказались связанными с совершенно уникальной для амфибий способностью активно регулировать водно-солевой обмен в тканях и полостных жидкостях. В эволюционном плане приведенный пример действительно оправдывает популярность, которую приобрел этот вид лягушек среди зоологов. Он показывает, что приспособление к своеобразным условиям среды может привести к возникновению у отдельных видов таких свойств, которые ставят их в уникальное положение не только по отношению к филогенетически близким видам, но и по отношению к целому классу.

Примеры подобного рода (с каждым годом их становится все больше) свидетельствуют об очень глубокой приспособленности животных к окружающей среде; однако у этого процесса есть и другая сторона — ограниченность любого приспособления.

Ни одно приспособление не может быть абсолютным. Это положение кажется в настоящее время аксиомой. Но более глубокий анализ позволяет вскрыть некоторые частные закономерности, аксиоматичность которых уже менее очевидна.

Любой современный вид животных или растений прошел сложный и длительный путь развития, движущая сила которого — приспособление к изменяющимся условиям среды или совершенствование приспособлений в относительно стабильных условиях. Многообразие этих приспособлений неисчерпаемо. Тем не менее, даже прак-

тически бесконечное число приспособительных особенностей не может создать абсолютной приспособленности вида к среде обитания. Это вытекает из изменчивости самой среды.

Одни экологические факторы изменяются в количественном выражении в десятки раз — температура, соленость; другие в тысячи и даже миллионы раз — освещенность. В подобной ситуации абсолютной приспособленности нет и быть не может. Природа нашла выход из создавшегося положения: постоянство внутренней среды, означающее относительную автоматизацию процессов развития от колебаний внешних условий, и совершенствование физиологических и морфо-генетических реакций. По первому пути — пути наибольшего морфо-физиологического прогресса — развиваются относительно немногие виды (их едва ли более пяти процентов от всех видов животных), второй путь универсален.

Любая особь получает в наследство от своего вида не какую-то сумму признаков, а определенную норму реакции, тип онтогенеза, допускающий известную свободу в реализации наследственных потенций, в соответствии с конкретными условиями внешней среды. Конкретное выражение этой «свободы» у разных видов и в разных группах различно, но ее биологическая сущность одна — корректировать определенную филогенезом схему развития. На первых этапах онтогенеза эта корректировка осуществляется преимущественно в форме морфо-генетических реакций, на последующих — физиологических.

Примеры, иллюстрирующие это положение, хорошо известны. Важно, однако, подчеркнуть, что у разных видов реакция на совершенно идентичные условия среды может быть принципиально различной, а в пределах вида — во многом определяется физиологическим состоянием отдельных животных. В целом эти реакции целесообразны. Они — результат филогенетического развития вида и соответствуют его биологическим, в частности, физиологическим особенностям. Однако целесообразность эта не абсолютна.

В большинстве случаев осуществление закрепленной в процессе филогенеза реакции полезно для вида, позволяет поддерживать его численность на оптимальном в данных конкретных условиях уровне в течение длительного времени. Но даже весьма целесообразные реакции

в определенных условиях могут оказаться и вредными. Воспользуемся для иллюстрации грубым примером, который хорошо пояснит суть проблемы.

Многие виды птиц начинают размножаться с установлением теплой погоды. Если же вслед за теплом вновь наступают холода, то яйца и неокрепшие птенцы многих видов гибнут. У растений это явление также хорошо известно и имеет характерное название — «провокация развития».

В данном случае филогенетически закрепленная реакция организма на изменение условий среды оказывается вредной. Однако до тех пор, пока ошибки, подобные «весенней провокации», существенно не влияют на реализацию биологического потенциала вида, реакция сохраняется. Изменение условий существования (в том числе и внешне совершенно не связанное с реакцией на изменение условий среды), снижающее воспроизводство вида (например, появление нового врага), неизбежно приводит к совершенствованию (изменению) рассматриваемой реакции. Если часть особей гибнет при возврате холодов и это угрожает воспроизводству вида, реакция на изменение температуры среды делается более четкой и совершенной. У одних видов развитие наступает лишь тогда, когда сумма положительных температур достигает определенной величины, у других — повышение температуры стимулирует развитие лишь на фоне длинного светового дня (поздняя весна) и т. п. Важно, однако, что совершенствуется все та же реакция — начало размножения (или развития) стимулируется повышением температуры среды. Реакция не изменяется, а лишь совершенствуется. Но достижение абсолютного совершенства теоретически невозможно, так как закрепленная филогенезом реакция организма при любых условиях соответствует лишь «средним многолетним», отклонения от которых не только возможны, но и необходимы. Поэтому в каждом конкретном случае развитие отдельных животных находится в определенном противоречии с закрепленной в процессе филогенеза нормой, которая наилучшим образом соответствует лишь «средним» условиям жизни вида; индивидуальное развитие так или иначе отклоняется от нормы. Как мы попытаемся показать ниже, это приводит к закреплению в популяциях генетически различных животных (генетическая разнородность популяции).

В философском плане описанную закономерность можно рассматривать как интереснейшее проявление очень важного положения В. И. Ленина о соотношении явления и закона. «Закон берет спокойное — и потому закон, всякий закон, узок, неполон, приближителен... Явление богаче закона»<sup>1</sup>. Филогенез вида определяет закон его развития, но конкретные формы проявления этого закона шире и лишь приблизительно ему соответствуют. Разбираемое нами явление представляет интерес и в философском и в биологическом плане. Ясное понимание противоречивости конкретной реализации филогенетически закрепленной реакции помогает глубже вскрыть конкретные механизмы, управляющие развитием органического мира.

В примерах, приведенных выше, филогенетически закрепленная реакция целесообразна, но целесообразность эта относительна, ограничена. Размножение целесообразно начинать с установлением тепла (весной), это соответствует биологическим особенностям большинства видов (в умеренных и приполярных климатических зонах); ограничение целесообразности данной реакции проявляется в двух аспектах. Во-первых, потепление возможно временное, которое не является еще победой весны. Тогда возникает ситуация, описанная выше. Во-вторых, дальнейший ход температурных или иных условий не может точно соответствовать филогенетически обусловленным требованиям вида; развитие никогда не происходит в условиях абсолютного оптимума и благополучно завершается лишь благодаря многочисленным компенсаторным реакциям. При всем этом основа реакции остается целесообразной. Возможны, однако, случаи, когда в результате естественного отбора сомнительным становится биологическое значение самой основы реакции. Разберем один из подобных случаев.

Скорость развития амфибий, как правило, почти не знающее исключений, прямо пропорциональна температуре среды (в пределах нормально встречающихся в ареале вида температур). Это вытекает из химических основ метаболизма и в большинстве случаев биологически целесообразно: при высокой температуре (жаркое лето) водоемы, где лягушки откладывают икру, быстро

---

<sup>1</sup> В. И. Ленин. Полное собрание сочинений, т. 29, стр. 136—137.

высыхают и единственный путь спасения — окончание метаморфоза и выход на сушу. Поэтому не удивительно, что в засушливых районах процесс развития ускоряется даже быстрее, чем требуют химические закономерности, отраженные в известных правилах Вант-Гоффа — Аррениуса. Этим подчеркивается, что скорость развития отражает не простые химические закономерности, а закрепленные в процессе филогенеза реакции организма на изменение условий среды.

В холодном климате метаморфоз задерживается, амфибии зимуют на стадии личинок, однолетний цикл развития превращается в двухлетний. Так как интенсивность метаболизма холоднокровных животных с понижением температуры среды снижается, то это явление легко объяснимо не только с физико-химической точки зрения: оно соответствует и общим биологическим особенностям рассматриваемой группы животных.

Иная картина на Крайнем Севере и высоко в горах. В этих районах с исключительно низкими температурами почва и водоемы промерзают, и возможность зимовки амфибий на стадии личинок исключена (они могут зимовать только в воде). Здесь задержка метаморфоза означает гибель популяции. Действительно, большинство амфибий не продвигается на север дальше таежной зоны. Лишь некоторые (очень немногие) виды проникают в тундру и образуют здесь стабильные популяции. Несмотря на то, что их развитие происходит в условиях очень низких температур, оно завершается в более короткие сроки, чем у их ближайших родственников на юге. Примечательно, что это явление было обнаружено почти одновременно и у высокогорных видов и у амфибий Крайнего Севера.

Какое значение имеют приведенные здесь наблюдения для анализа обсуждаемых в статье общих вопросов?

Приобретение северными популяциями амфибий принципиально новых биологических особенностей — это явный филогенетический сдвиг. Как он произошел, вернее мог произойти? При продвижении амфибий на север филогенетически закрепленная реакция, основанная к тому же на элементарных химических законах, вступила в резкое противоречие с условиями развития. В данном случае реакция отдельных особей и реакция популяции в целом (филогенетическая реакция) оказа-



лись противоположно направленными. Продвижение амфибий в тундру или высокогорье стало возможным лишь в результате отбора особей с нечетко выраженной реакцией на снижение температуры среды (с какими конкретными физиологическими особенностями животных это оказалось связанным, в данном случае не существенно). Можно полагать, что в отдельные годы с необычно теплым летом (такие годы не так уж редки даже на Крайнем Севере) особи с нечетко выраженной реакцией могли благополучно закончить метаморфоз, оставить потомство и образовать популяции, характеризующиеся новыми свойствами. Это предположение подтверждается следующим: и в настоящее время многие виды амфибий на северном пределе своего ареала размножаются не каждый год.

Северные (но еще не полярные!) форпосты амфибий, вероятно, существовали довольно долго на границе доступной для этого класса сферы жизни; но до тех пор, пока характер индивидуальных реакций на изменение температуры среды оставался неизменным, ни один вид амфибий не мог проникнуть за пределы той области, где даже в благоприятные годы теплый период года короче нормального периода метаморфоза. Однако на географическом пределе распространения амфибий постепенно происходили важные преобразования популяций. Отбор «работал» в пользу особей, быстро завершающих метаморфоз, несмотря на низкую температуру среды.

В сложившихся условиях данный признак оказался ведущим, определяющим жизнеспособность отдельных особей, все остальные особенности животных отступили на второй план. Это способствовало накоплению мутаций, ускоряющих развитие, и появлению особей с инверсионной реакцией. Подобные особи представляли особую ценность, их появление создало возможность продвижения амфибий в тундру. Такое предположение полностью подтверждается фактами. В случаях, когда оказалась возможной проверка, тундровые или высокогорные популяции амфибий не только отличались большой скоростью развития (несмотря на низкую температуру среды), но и своеобразной реакцией на изменение температуры. Так завершилось приспособление к новым, совершенно необычным для амфибий условиям среды, в которых отдельные виды достигают высокой численности.

Этот пример дает основание для важных теоретических обобщений. Биологическая сущность описанного явления не сводится к тому, что в результате отбора популяции отдельных видов приобрели новые свойства. Она заключается в том, что новое свойство приобретено в процессе разрешения противоречия между закономерностями индивидуального и филогенетического развития, которое в данной конкретной ситуации приобрело антагонистический характер.

Здесь следует сделать одно замечание, которое имеет принципиальное значение. Обычно когда говорят о филогенезе, подразумевают крупные эволюционные сдвиги, происходившие в течение длительного (даже в геологическом масштабе времени) периода. Движущие силы филогенеза изучают на основе исследования его результатов. При этом часто забывают о том, что филогенез — это непрерывный процесс, осуществляющийся в непрерывном потоке онтогенезов. Длительное сохранение морфо-физиологического постоянства отдельных форм (даже если это постоянство не мнимое) не есть прекращение филогенеза; оно активно поддерживается теми же силами эволюционного процесса, которые в других условиях приводят к морфо-физиологическим преобразованиям.

В непрерывном потоке онтогенезов и совершаются те превращения, которые мы называем филогенетическими. Чем точнее методы исследования, тем меньше тот минимальный отрезок времени, в течение которого можно эти превращения обнаружить. Принципиальное значение имеют хорошо обоснованные современной экологией представления, согласно которым начальные этапы любого филогенетического преобразования находятся на уровне популяций. Начальный этап филогенетического преобразования — это возникновение необратимых отличий между популяциями одного вида. Встав на эту, по нашему убеждению — единственно правильную точку зрения, нетрудно подойти и к общему анализу противоречий между индивидуальным и историческим развитием животных, так как возникновение указанных межпопуляционных отличий — это историческое развитие вида в прямом и полном смысле слова. Оно не означает, что любые различия между популяциями ведут к преобразованиям исторического масштаба, но это значит, что

любые филогенетические преобразования начинаются с возникновения межпопуляционных отличий.

Вернемся теперь к столь подробно разобранным нами примерам. Проникновение амфибий в тундру, во многих районах совершающееся буквально на наших глазах, — есть результат преобразования исходных популяций. Сущность этих преобразований заключается в ускорении процесса развития в условиях резкого понижения температуры среды. Схема индивидуального развития, закон, на основе которого оно происходит, изменяются. Естественный отбор снимает противоречие между индивидуальным и историческим развитием. Можно предположить, что это происходило в два этапа. На первом — совершался отбор особей с нечеткой реакцией на изменение температуры, на втором — отбор особей с инверсионной реакцией, которая в сложившихся условиях оказалась исключительно полезной.

Приведенные примеры показывают, что противоречия между индивидуальным и филогенетическим развитием организмов проявляются в разных формах. Наиболее распространенная форма иллюстрируется нашими первыми примерами: обусловленный предшествующим развитием вида ход онтогенеза вступает в противоречие с конкретными условиями среды; но противоречие это не антагонистическое (требования вида и условия среды не противоречат друг другу, а соответствуют не полностью), оно снимается также выработанными в процессе филогенеза компенсаторными реакциями. Такая форма противоречий универсальна, ее можно обнаружить не только у любого вида или популяции, но и в развитии любой особи. Это положение имеет важное значение для понимания процесса эволюции. Именно вследствие противоречивости индивидуального развития в популяции поддерживается разнородность даже по этому, наиболее сложному и комплексному физиологическому признаку (онтогенетическая реакция на изменение условий среды). Разнородность одновременно является и причиной, и следствием противоречивости индивидуального развития, и предпосылкой для филогенетических преобразований в процессе приспособления популяций к разным условиям среды.

Другой тип противоречий, о котором мы говорили, можно назвать антагонистическим, так как никакие ком-

пенсаторные реакции не в состоянии обеспечить нормальное развитие животного, если требования вида в корне противоречат условиям среды (естественно, что между этими крайними случаями возможны любые промежуточные ситуации). При этой форме противоречий отбор коренным образом перестраивает характер индивидуальной реакции организма, изменяется закон, по которому осуществляется онтогенез. Так в действительности и происходит. Однако скорость филогенеза в этих двух предельных ситуациях должна быть различной.

В тех случаях, когда направление индивидуальной реакции в общем соответствует условиям существования животных, отбор поддерживает разнородность популяции; она стабилизируется на уровне нормального развития такого количества особей, которое необходимо для сохранения численности вида при любых отклонениях условий среды от средних норм. Скорость реакции популяций в целом на изменение условий среды определяется тем, что отбор не создает ничего нового, а лишь изменяет численное соотношение генотипов в популяции.

С другой стороны, новейшие исследования по физиологии развития<sup>2</sup> показывают, что сложные физиологические признаки никогда (по крайней мере у высших животных) не бывают детерминированными моногенно. Изменение таких признаков организма, как характер онтогенетической реакции, всегда определяется комплексом генов и еще большим числом генов-модификаторов, т. е. изменением генома в целом. Это создает предпосылки для быстрых преобразований популяций и более существенного масштаба, чем изменение средней нормы изменчивости.

Хорошо известный в генетике принцип аддитивного действия генов способствует относительно быстрому изменению диапазона изменчивости в любом направлении от средней на основе использования уже имеющегося в популяции генофонда.

Другими словами, направленный отбор влияет не только на среднюю норму изменчивости, но и создает направленные изменения. Эта точка зрения нашла

---

<sup>2</sup> См. И. И. Шмальгаузен. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М., 1964; N. Y. Berill. Growth, development and patten. San-Francisco, London, 1961.

экспериментальное подтверждение в исследовании, недавно проведенном в нашей лаборатории. Было показано, что даже в модельной популяции (обедненный генофонд) путем отбора в течение нескольких поколений можно заполнить морфологический разрыв (хиатус) между двумя резко дифференцированными формами<sup>3</sup>.

Таким образом, можно сделать вывод, что в случаях, когда противоречия между филогенетически обусловленными требованиями вида и реальными условиями развития отдельных популяций и особей не являются антагонистическими, путем отбора поддерживается разнообразность популяции, а это создает предпосылки для быстрых филогенетических преобразований, соответствующих общему направлению филогенеза. Здесь проявляется своеобразная филогенетическая инерция, которая неоднократно отмечалась исследователями при работе с самыми различными группами животных и растений. В нашем понимании «филогенетическая инерция» не связана ни с какими идеалистическими понятиями, вроде «жизненной силы»; она помогает дать материалистическое объяснение некоторым хорошо известным, но до сих пор не ясно понятым фактам. Один из них: эволюция конечных звеньев отдельных филогенетических линий происходит быстрее начальных (поэтому эволюция млекопитающих в целом в неогене более быстрая, чем в палеогене).

Следует подчеркнуть, что первопричина этого явления, казалось бы целиком относящегося к области макроэволюции, — противоречивость индивидуального развития (противоречия между филогенетически обусловленными требованиями вида и условиями онтогенеза), ведущая к накоплению в популяции генетической разнообразности, характер которой в общем совпадает с направлением предшествующего филогенетического развития.

Иная ситуация складывается тогда, когда обусловленная филогенезом схема индивидуального развития вступает в антагонистическое противоречие с условиями существования животного. В подобных случаях использование имеющегося генофонда популяции не дает эф-

---

<sup>3</sup> См. С. С. Шварц, А. В. Покровский. Опыт сближения специфической подвидовой окраски двух резко дифференцированных подвидов путем отбора в модельной популяции. В сб. «Вопросы внутривидовой изменчивости». Свердловск, 1964.

фекта. Максимум, что может сделать отбор — это сгладить наметившиеся противоречия.

Воспользуемся еще раз нашим примером с северными амфибиями. Особи с наиболее четкой реакцией на понижение температуры среды будут отмечены отбором в первую очередь, так как они ни при каких условиях не смогут закончить метаморфоз. Сразу же изменится характер подбора пар в популяции, новая популяция не будет уже столь резко реагировать на снижение температуры и где-то на границе «критической области» это сохранит ее численность на каком-то минимальном уровне (современная зоология знает очень много подобных примеров). Данная стадия в развитии любого вида имеет исключительно важное значение: вид существует в специфических условиях направленности отбора. На северной границе распространения амфибий могут накапливаться мутации, изменяющие характерную норму реакции на изменение температуры среды. Животные, которые уже не реагируют на изменение температуры среды удлинением метаморфоза, имеют возможность продвинуться еще дальше на север, сформировать популяцию в новой среде обитания: они преодолели еще один барьер на пути своего филогенетического развития — термический.

Естественно, что этот процесс более длительный и сложный, чем совершенствование приспособлений в освоенной среде обитания. Когда же он завершен, антагонистические противоречия между требованиями вида и условиями среды преодолены, открывается обширное поле для адаптивной радиации нового типа, нового направления. Но исследователь сможет изучить этот процесс лишь после того, как он завершится и новая форма популяции станет фактом. Ведь палеонтология фиксирует лишь многочисленные виды и группы животных. Палеонтолог далекого будущего заключил бы, что в современном нам геологическом периоде амфибии в морских лиманах отсутствовали (крабоядная лягушка не была бы обнаружена), что не было их и в лесотундре, и в южной тундре (лягушки здесь настолько малочисленны, что их не замечают даже и в настоящее время зоологические экспедиции). Биолог же должен уметь не только фиксировать и объяснять прошлый путь развития отдельных видов и групп животных, но и предвидеть воз-

возможные направления их будущего развития. Для этого необходимы методы исследования, основанные на общей теоретической концепции. Такая концепция может быть разработана на основе анализа характера противоречий между обусловленной предшествующим филогенезом нормой реакции и конкретными условиями среды, между филогенетическими требованиями вида и условиями их реализации.

При этом можно ожидать три типичные случая. Первый из них — относительно редкий — это когда закономерные изменения (колебания) условий среды полностью уравниваются генетической разнородностью популяций. В отдельные периоды жизни популяции преобладает одна группа животных, относительно более многочисленная. Если условия изменяются, ведущей становится другая группа особей (или группы), генетический состав популяции сдвигается, но через определенный промежуток времени возвращается к исходному состоянию и т. д. Эту точку зрения в настоящее время можно считать вполне доказанной; она находит подтверждение во многих работах, которые показывают, что колебания «качества» популяции — явление почти столь же обычное, как и колебание численности<sup>4</sup>.

В большинстве случаев путем отбора поддерживается установившаяся норма генетической разнородности популяции. При изменении направления отбора эта норма изменяется. Внешне популяция кажется неизменной, но эта неизменность динамическая, и для того, чтобы ее обнаружить, потребовался значительный прогресс техники экологического и морфо-физиологического исследования.

Не менее важно и другое обстоятельство. Динамическое равновесие морфо-физиологических особенностей популяции в корне отличается от «неизменности» (предельный случай, в природе не встречающийся) тем, что популяция все время находится в состоянии мобилизационной готовности и на направленное изменение условий среды (в отличие от только что упоминавшихся колебаний) она всегда может ответить направленным изменением своей генетической структуры. Это подтверж-

---

<sup>4</sup> См. С. С. Шварц. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения. Зоол. журн., 1963, т. 52, вып. 3.

дают не очень многочисленные опыты по акклиматизации древних реликтовых форм в новых условиях среды. Обитающая в степных борах белка-телеутка, вероятно, одна из древнейших форм белок, обладающая специфическими морфологическими и физиологическими особенностями. Однако в новых условиях она буквально в течение нескольких лет резко изменилась. Существование в своеобразных и относительно стабильных условиях среды в течение многих тысячелетий не лишило белку-телеутку способности к быстрой изменчивости. Причина этого заключается в динамичности морфо-физиологических свойств отдельных форм, а эти свойства в свою очередь есть следствие противоречивого характера взаимоотношения популяции в целом со средой обитания.

Второй случай, когда при направленном изменении условий среды (обычно это происходит при расселении вида) происходит быстрая перестройка генетической структуры популяции и, соответственно с этим, быстрые (в палеонтологических масштабах времени) филогенетические преобразования. Популяция в этом случае оказывается «преадаптированной» к дальнейшим целесообразным изменениям. Помимо причин, изложенных выше, это, вероятно, в немалой степени определяется известными генетическими механизмами, ускоряющими процесс формообразования при совпадении направления отбора и непосредственного действия среды на организм<sup>5</sup>.

В третьем случае характер онтогенеза находится с направлением филогенетического развития популяций в текущий момент истории вида в антагонистическом противоречии. При этом эволюционные преобразования происходят крайне медленно и лишь при особо благоприятных обстоятельствах (стоит задуматься над тем, что из большого числа классов животных лишь очень немногие сумели преодолеть гравитационный барьер и приобрели способность к полету). Однако любой эволюционный сдвиг в этом направлении означает новый путь развития, предшествующий проявлению нового типа адаптивной радиации, нового типа освоения арены жизни.

---

C. H. W a d d i n g t o n. Evolutionary Systems, animal and human. Proc. Inst. Gr. Brit., 1959, v. 37, N 5.