

№23 2003 год ГОЛЬДШМИДТ И ХАКСЛИ: КОНЦЕПТУАЛЬНЫЕ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ПАРАЛЛЕЛИ

(Исследование поддержано фондом «The Wellcome Trust» (Travel grant № O65737MA))

Творчество двух крупных зоологов-эволюционистов — Рихарда Гольдшмидта (1878-1958) и Джулиана Хаксли (1887-1975) — обычно связывают с двумя внешне полярными подходами в теории эволюции. Дж.Хаксли — автор известной сводки «Эволюция. Современный синтез», вышедшей в 1942 г. в Лондоне и составившей основу синтетической теории эволюции. Он сумел соединить результаты исследований в области популяционной биологии, генетики, систематики, эмбриологии с дарвиновской теорией естественного отбора и концепцией генетического дрейфа. Книга Хаксли явилась естественным продолжением статьи, вышедшей в 1936 г., в которой в сжатом виде были изложены многие фундаментальные проблемы эволюции (Huxley, 1936). Его воззрения 1936 г. по важным позициям более всего сближают его с эволюционными взглядами Р.Гольдшмидта, несмотря на то, что их можно рассматривать и как прелюдию к эволюционному синтезу (Галл, 1999). Гольдшмидт выпустил в 1940 г. в США книгу «Материальные основы эволюции» (Goldschmidt, 1982), где нарочито резко противопоставил свои взгляды о путях и механизмах макроэволюции неodarвиновским концептам. Кроме того, он отказался от сложившегося корпускулярного моргановского представления о мутациях как изменениях генных локусов, что составляло одну из основ синтетической теории эволюции. Сам Гольдшмидт вспоминает: «Я определенно разворошил осиное гнездо. Неодарвинисты реагировали яростно. В эти годы я считался не только сумасшедшим, но почти криминальным» (Goldschmidt, 1960, P. 324).

В процессе приобретения нового знания условно можно назвать три компонента — новые наблюдения и экспериментальные данные, новые методические подходы, концептуальные новации и теоретические обобщения. Кроме того, следует добавить и весьма важный в динамике науки эффект интеллектуального стимулирующего влияния. Если рассмотреть в этом смысле область эволюционной биологии, то у Гольдшмидта и Хаксли есть достижения во всех указанных областях.

Гольдшмидт провел 25-летние исследования по географической, экологической и генетической изменчивости у непарного шелкопряда рода *Lymantria*. Он еще в 1920-е гг. первый выдвинул идею, что гены контролируют скорость, время и место развития того или иного признака или системы органов в ходе развития. Он основал новую область исследований — физиологическую генетику — изучение путей от гена к признаку в онтогенезе, сформулировал понятие о фенкопиях и изучил закономерности появления в онтогенезе. Он показал действие баланса генов в определении пола и ввел понятие интерсексов. Вслед за Ю.А.Филипченко Гольдшмидт разграничил понятия микро- и макроэволюция и выдвинул гипотезу о том, что макроэволюция связана с особым типом наследственных изменений, регулирующих ранние этапы эмбриогенеза. Он развил концепцию о хромосоме как о сложной целостной иерархической генетической системе. Наконец, Гольдшмидт ввел понятие о системных мутациях и макромутациях как особого рода наследственных изменениях, затрагивающих всю систему генотипа («reaction system») и несводимых к изменениям отдельных локусов. Последнее можно сравнить с введенным в физиологию в 1950-е гг. представлением Г.Селье об общем адаптационном синдроме, который затрагивает особый характер функционирования всей системы организма в условиях стресса и не сводится к реакциям отдельных органов. Теперь установлено, что наследственная система действительно оказалась способной отвечать на стресс целостной реакцией — сюда относится система SOS-репарации в ответ на повреждения ДНК или введенное Б.Мак-Клинток представление о геномном стрессе, приводящем к массовой активации мобильных элементов и реорганизации генома (McClintock, 1984; см. обсуждение: Голубовский, 2000).

Велико было стимулирующее влияние Гольдшмидта на развитие генетики и эволюционной биологии. Об этом прекрасно сказал известный генетик Курт Штерн в подробном биографическом очерке о Гольдшмидте: «Судьба работ отдельного исследователя в развитии науки сильно варьирует. Есть уникальные личности, чьи отдельные достижения подобны долголетним башням в историческом ландшафте науки. Есть личности, чьи работы и взгляды остаются незамеченными при их жизни и, кто знает, возможно, навсегда. Есть те, которые идут во главе их современников, ведя по пути новых открытий и достижений и предупреждая о бесплодных пустынях. И есть ученые, которые возводят строительные леса, подмости, по которым восходят другие и вносят свой вклад в конструкцию. В один прекрасный день подмости убирают, а конструкция остается. Гольдшмидт оказывал влияние на многое: он был и строителем, который сам внес весьма заметный вклад в некоторые устойчивые и постоянные элементы конструкции, и в то же время наставником и критиком, дизайнером контуров будущего» (Stern, 1980, P. 88).

Приведем один подтверждающий пример. Гольдшмидт, отправившись летом 1914 г. в кругосветное путешествие, застрял на 4 года в Америке из-за морской блокады в разразившейся первой мировой войне. Благодаря своему авторитету он получил место в Йельском университете, проводил исследования также в Гарвардском университете и на морской станции Вудс Холл в штате Массачусетс (Goldschmidt, 1960). Там Гольдшмидт общался с такими известными генетиками, как Е.Кастль, У.Вилер, Е.Ист. Но, оказывается, он вел долгие беседы с аспирантом С.Райтом — будущим классиком эволюционной биологии и генетики. Эти беседы, как отмечает У.Провайн, биограф Райта, оказали на С.Райта стимулирующее действие и повлияли на выбор диссертационной работы в русле физиологической генетики, адептом которой уже в то время был Гольдшмидт (Provine, 1986, P. 92).

Столь же многогранен и вклад Дж.Хаксли в эволюционную биологию (Галл, 2001). Еще в 1926 г. Дж.Хаксли и Дж.Б.С.Холдейн обсуждали роль сальтационных изменений в происхождении крупных таксонов (Huxley, Haldane, 1926). В упомянутой статье 1936 г. Хаксли утверждал, что постепенность (градуализм) не является постоянной характеристикой эволюционного процесса, так как растения часто эволюируют прерывисто и не всегда адаптивно. Кроме того, репродуктивная изоляция и у животных

может формироваться внезапно или резко путем хромосомных или геномных aberrаций. Концепция преадаптивных мутаций Хаксли очень близка по смыслу концепции системных мутаций Р.Гольдшмидта.

Хаксли со своим учеником Е.Фордом экспериментально изучал на роде *Gammaus* генетический контроль за развитием и выдвинул концепцию скоростей действия генов. В монографии по эмбриологии результаты своих экспериментов Хаксли прямо сопоставил с опытами Гольдшмидта, выполненными на *Lymantia* (Гексли, де Бир, 1936, С. 395-396). Хаксли экспериментально и теоретически разработал учение об аллометрии — закономерностях морфогенеза отдельных частей и роли генов в этом процессе. Тем самым в одном концептуальном ключе предстали морфология, эмбриология и генетика индивидуального развития. Эти идеи развиты Хаксли в его ставших классическими книгах «Проблемы относительного роста» (Huxley, 1932) и «Элементы экспериментальной эмбриологии» (написана совместно с Г. де Биром) (Гексли, де Бир, 1936). В аспекте аллометрии в работах Хаксли предстало такое явление, как неотения, которое способно привести к быстрым и крупномасштабным изменениям на онтогенетическом уровне с далеко идущими эволюционными последствиями. В результате неотении «сбрасываются» крайне специализированные конечные стадии онтогенеза, таксон приобретает высокие темпы эволюции, и между крупными таксонами могут образовываться большие разрывы. Хаксли не только обосновал роль контролируемых генами гормонов в процессе неотении, но в 1920 г. в эксперименте показал возможность стимуляции метаморфоза у мексиканского аксолотля при добавлении в корм гормонсодержащего экстракта из щитовидной железы быка. Хаксли ввел понятия о клинах и клинальной изменчивости, о сетчатом (ретикулярном) видообразовании, о многообразии форм видообразования, представление об уровнях (градах) и ветвях (кладах), оказавшееся «весьма продуктивным при обсуждении принципов эволюционной классификации органического мира» (Воронцов, 1999, С. 581). Более того, Хаксли разработал и хорошо обосновал концепцию стазигенеза, которая в 1970-1980-е гг. широко стала обсуждаться палеонтологами, генетиками и эмбриологами (Huxley, 1957).

Интересно, что в своих названных выше книгах Гольдшмидт и Хаксли широко ссылаются на работы друг друга, сохраняя несогласие в трактовке ряда данных. У Гольдшмидта более 11 ссылок на работы Хаксли, а в книге Хаксли Гольдшмидт — один из самых цитируемых авторов: 29 ссылок. Кратко проследим, что особенно ценили два эволюциониста в исследованиях друг друга, какие работы других авторов привлекали их внимание, и в каких аспектах они были не согласны. Книга Гольдшмидта (Goldschmidt, 1982) состоит из двух примерно равных частей: «Микроэволюция» (Р. 8-180) и «Макроэволюция» (Р. 181-391). Книга Хаксли включает 10 глав, из них две посвящены эволюционной генетике, три главы — проблемам видообразования. Особо важны три последние главы: «Адаптация и отбор», «Эволюционные тренды» и «Эволюционный прогресс».

Гольдшмидт указывает на важность понятия о клинах и клинальной изменчивости, введенного Хаксли, и приводит результаты своего анализа клин у европейских и японских рас непарного шелкопряда *Lymantia dispar*. Хотя между материковыми и островными расами имеется резкое различие, Гольдшмидт нашел клинальную изменчивость в направлении север-юг даже внутри японских рас и обнаружил, что направление клины может быть различным для разных признаков. Клинальную изменчивость у бабочек Гольдшмидт впервые выявил не только для морфологических, но и эколого-поведенческих признаков и связал эти особенности с адаптацией к среде. Хаксли в своей книге называет эти исследования Гольдшмидта замечательными (Huxley, 1944, Р. 211).

Островное видообразование: различие в оценках Гольдшмидта и Хаксли

Оба эволюциониста обсуждают факты взрывного образования у островных и ряда озерных популяций Африки, но дают им разную трактовку. Интересно проследить различие этих подходов у двух эволюционистов и то, какие коррективы вносят современные исследования этой проблемы. В условиях изоляции на островах и озерах появляется множество эндемичных видов и родов, особенно это касается фауны вулканических островов Тихого океана сравнительно недавнего происхождения (Галапагосские, Гавайские острова). Гольдшмидт и Хаксли независимо цитируют описание множества эндемичных видов вьюрковых птиц семейства Drepanidae, поразительно разнообразных по форме клюва и способам питания. Хаксли склонен истолковывать эти факты как результат обычной дарвиновской дивергенции в условиях слабой конкуренции питания (Huxley, 1944, Р. 324). Гольдшмидт же истолковывает эти факты как свидетельство видообразующих системных мутаций, которые постоянно возникают у единичных особей и в условиях ослабления отбора имеют шансы закрепиться.

Оба автора цитируют обширные многолетние исследования флоры островов Цейлона, Южной Индии, Новой Зеландии, которые выполнил английский ботаник Джон Кристофер Виллис. В издательстве Кембриджского университета вышли две его книги «Возраст и ареал» и «Ход эволюции» (Willis, 1922, 1940). Отметим две оригинальные особенности подхода Виллиса (см. обсужд.; Голубовский, 2000): 1) количественный учет числа видов в роде в связи с характером их встречаемости на материке и островах; 2) сопоставление полученных распределений в разных ареалах. Так, во флоре Цейлона среди 2089 видов покрытосемянных растений 809 были эндемичны. При этом область распространения около 200 видов-эндемиков была ограничена группой гор или даже отдельными горами. Большинство родов было монотипично, представлено одним видом. Роды, наиболее богатые видами, — это самые старые по возрасту и обычно материковые. Виллис показал, что скорость возникновения и распространения новых видов независима от их организации и одинакова для всех видов.

Гольдшмидт ссылается на утверждение Виллиса (Willis, 1922) о том, что для видообразования одной большой и жизнеспособной мутации, встречающейся на участке земли в несколько квадратных ярдов и, возможно, один раз в пятьдесят лет, по-видимому, будет достаточно. Шансов заметить такую мутацию практически нет. Виллис отмечал отсутствие переходов между изученными видами и многократное приобретение сходных признаков видами одного рода. В его книгу (Willis, 1922) включены статьи других авторов, в том числе сочувственная статья основоположника теории мутаций и мутационной концепции видообразования Г. де Фриза. Несомненно, все эти работы и их истолкование соответствуют концепции макроэволюции Гольдшмидта.

Вместе с тем, Хаксли критикует выводы Виллиса, справедливо указывая, что заключение о том, достигла ли та или иная форма статуса вида, или автор имел дело с вариантом внутривидового полиморфизма, надо делать лишь на основании цитогенетических критериев: «Если бы такой анализ был бы сделан, то многие из его видов-эндемиков несомненно оказались бы не видами, а подвидами, возникшими в результате «дрейфа»» (Huxley, 1944, Р. 204).

Эти справедливые на период конца 1930-х гг. возражения Хаксли были во многом сняты последующими цитогенетическими исследованиями взрывного видообразования у растений, которому В. Грант в 1960-е гг. дал название квантовое, а Харлан Льюис — сальтационное видообразование (Lewis, 1966). Так, Льюис обнаружил резкие переходы между близкими видами однолетников рода *Clarkia* порой на участке в одну милю. Виды отличались множественными структурными перестройками хромосом, так что хотя гибриды образовались легко, но были стерильны. При условии пространственной изоляции виды могли возникать из отдельных сальтационно измененных особей. Грант отмечает, что хотя взгляды Гольдшмидта встретили скептический прием у эволюционистов-зоологов, они были подтверждены рядом исследователей, занимающихся видообразованием у растений (Грант, 1984, С. 169).

Но наиболее убедительным доказательством правоты заключений Виллиса служат замечательные исследования Х.Карсона и его коллег по видообразованию у островных видов дрозофил островов Гавайского архипелага (Carson, 1970). Особенность данных работ состоит в том, что на основе разработанных Добжанским и Стертевантом на дрозофиле цитогенетических методов хромосомной филогении видов одного рода или подсемейства (сопоставление рисунка дисков политенных хромосом) удалось относительно непротиворечиво сопоставить структуру кариотипов островных видов и с ареалами, и со временем возникновения данного острова (иными словами, «кто от кого и куда мигрировал»). Здесь тот редкий случай, когда относительно надежно было установлено, в какой последовательности возникали друг за другом Гавайские острова. Гряда вулканических Гавайских островов возникла постепенно за счет перемещения тихоокеанской литосферной плиты с севера на юг со скоростью 9 см в год. Самый древний остров Кауи возник примерно 5 млн лет назад, следующий — Оаху (где находится Гонолулу) — около 3 млн лет назад, средний остров Молокаи и два небольших соседних возникли около 1,5 млн лет назад. Самый большой и молодой остров появился всего 0,7 млн лет назад (здесь еще сильна вулканическая активность, и с постоянно действующего вулкана непрерывно изливается в море лава).

Х.Карсон и его коллеги на основе морфологических и цитогенетических различий обнаружили на Гавайях более 500 эндемичных видов дрозофил. Они смогли проследить последовательность возникновения и распространения новых видов-эндемиков на более молодых островах за счет мигрантов с более старых островов. В ряде случаев удалось доказать и обратную миграцию. Карсон сделал убедительный вывод, что видообразование и адаптация разнесены во времени и представляют собой два аспекта эволюции. «Фаза видообразования предшествует адаптивной фазе. Эпизод видообразования связан с последовательной колонизацией незанятой экологической ниши одной самкой-основательницей» (Carson, 1970, Р. 1417).

Комментируя эти данные, Добжанский замечает, что они представляют собой «радикальное отклонение от ортодоксальной точки зрения» (Dobzhansky, 1971, Р. 688). Под ортодоксальной подразумевается традиционная (дарвиновская и неodarвиновская) точка зрения, согласно которой видообразование есть следствие адаптивной дивергенции, процесс длительный и постепенный. Ортодоксия возникла как неоправданное пренебрежение по отношению к выдвинутой в начале XX в. концепции прерывистого способа видообразования по типу дефризовских мутаций у отдельных особей (хромосомные перестройки, полиплоидия, гибридогенез).

Любопытно, что выводы Карсона почти текстуально повторяют выводы, сделанные Виллисом при изучении островной фауны, в оценке которых еще в начале 1940-х гг. разошлись Хаксли и Гольдшмидт. Теперь можно сказать, что более прав оказался Гольдшмидт, хотя и постепенное географическое видообразование, к которому он скептически относился, — также хорошо доказанный феномен. С позиции истории науки интересно привести яркое высказывание Карсона о роли идей Гольдшмидта в динамике и прогрессе эволюционных знаний: «Его книга — это подлинный тезаурус неортодоксальных и бросающих вызов идей. Она может быть рекомендована как хорошее лекарство жертвам самодовольства современного мышления об эволюционном процессе» (Carson, 1980, Р. 26).

Гольдшмидт и Хаксли как предтечи синтеза генетики, биологии развития и теории эволюции

Современный период исследований в области эволюционной биологии связан с расцветом эмбриогенетики в ее тесном сочетании с эволюционными подходами. Этот союз даже получил благозвучную аббревиатурную номинацию: «Evo-Devo» (Evolution-Development). Исследования и концепты Гольдшмидта и Хаксли заняли одно из центральных мест в области «Evo-Devo».

Первая сводка в этой области «Эмбрионы, гены, эволюция» появилась в начале 1980-х гг. (Рэфф, Кофмен, 1986). Она посвящена Рихарду Гольдшмидту. Исходная позиция авторов состоит в том, что «существует некая генетическая программа, управляющая онтогенезом, и что в процессе развития важные решения принимаются относительно небольшим числом генов-переключателей между альтернативными состояниями или путями... Эволюционные изменения в морфологии происходят как результат изменений в системе генетических переключателей» (Рэфф, Кофмен, 1986, С. 11). Принимается, что число таких переключателей невелико и тем самым возникает возможность для быстрых (в геологическом смысле) и макроэволюционных изменений.

Р.Рэфф и Т.Кофмен (Там же, С. 31) указывают, что вплоть до начала 1980-х гг. существовал определенный разрыв между генетикой и эмбриологией. Генетика не могла внятно (модный ныне термин) указать, каким образом неизменный комплекс генов может вызвать направленный онтогенез и дифференциацию тканей и органов. Скепсис эмбриологов был вызван тремя основными обстоятельствами. Во-первых, менделевская генетика интересовалась главным образом процессом наследственной передачи признаков и организацией наследственного материала, нежели ходом онтогенеза. Во-вторых, ранние генетики представляли ген как некую неизменную частицу, передаваемую через гаметы, и это составляло перекос в сторону преформизма, тогда как эмбриологи имели дело с эпигенезом, новообразованиями. В-третьих, как отмечают Рэфф и Кофмэн, «менделевское направление молчаливо допускало (выдел. нами — М.Г. и Я.Г.), что все клетки получают одинаковые копии генов, и оставалось непонятно, за счет чего происходит ограничение морфогенетических потенциалов. Попытка Вейсмана разрешить эту трудность путем гипотезы о неравномерном распределении детерминантов была справедливо оставлена в ходе развития цитогенетики» (Там же, С. 32).

Эту главную мучительную трудность прекрасно осознавал Т.Морган, который до своих занятий генетикой уже был крупным эмбриологом и зоологом: «Если все гены действуют все время и если признаки особи определяются генами, то почему же не все

клетки тела совершенно одинаковы?» (Морган, 1936, С. 218). Морган наметил следующие возможные сценарии выхода из парадокса: а) начальные стадии развития являются следствием одинакового действия всех генов в различных областях яйца; б) различные группы генов вступают в действие одна после другой, вызывая изменения в протоплазме, которые взаимодействуют с новым комплексом генов и в) вместо предположения, что все гены действуют одинаковым образом или определенные гены последовательно вступают в действие, допускается, что характер действия всех генов меняется в зависимости от протоплазмы.

Мы не случайно выделили выше одно важное положение, которое «молчаливо допускалось» как аксиома в классической генетике. Вычленение такого рода имплицитных постулатов есть одна из непреходящих задач истории науки. Ибо необходимо реконструировать прошлое знание во всех его контекстах. Иными словами, прочувствовать, вжиться в систему множества неявных, «молчаливо допускаемых» представлений в прошедшем периоде науки, да и в истории в целом. Здесь возникает такого рода психологическая трудность: решив задачу-головоломку, как бы снова встать перед ней в тупик.

Концепция физиологической генетики Гольдшмидта (Goldshmidt, 1938), которая возникла из проведенных еще в 1920-е гг. опытов по анализу генетики определения пола у бабочки шелкопряда *Limantria dispar* (Гольдшмидт, 1923), была первой экспериментально обоснованной попыткой связать генетику и физиологию развития в одно целое. В этой «смелой попытке» Светлов (1978) выделяет представление о трех фазах химической дифференциации ооциты в период времени между созреванием яйцеклетки и началом дробления. Первая фаза по Гольдшмидту — начало синапсиса хромосом, когда часть генов выходит из ядра и производят в цитоплазме ферментативные реакции, приводящие к возникновению формо- или органообразующих молекул. Эти молекулы распределяются по разным частям ооциты. Динамика количественного выхода из ядра ферментов и динамика локализации молекул-организаторов различна у разных рас и разных видов. Вторая фаза хемодифференциации начинается после оплодотворения в зиготе и затем третья в период гаструляции.

Эти исходные положения Гольдшмидта вполне соответствуют нынешним представлениям. В оплодотворенных яйцеклетках выделяют три информационных системы: 1) ДНК ядерного генома; 2) распределенные по отдельным участкам цитоплазмы информационные макромолекулы и 3) цитоскелет, регулирующий местоположение локальных молекулярных событий в цитоплазме (Рэфф, Кофмен, 1986).

П.Г.Светлов также обратил внимание на гипотезу Гольдшмидта о постепенном включении генов в действие. Гены способны долгое время находиться в инертном состоянии и активируются лишь в тот момент, когда возникает субстрат, на который они могут оказать химическое воздействие. Но самый важный пункт концепции Гольдшмидта состоит, по мнению Светлова (1978, С. 208), в тезисе: «Скорости реакций, происходящих вследствие действия генов, различны и соотношение их закономерно; поэтому развитие представляет собой систему координированных скоростей реакций». Каждый ген активирует одну определенную реакцию, а активация может происходить в разные периоды онтогенеза.

Что же понимал Гольдшмидт под генами? Он имплицитно отождествлял гены с ферментами или катализаторами, а разные скорости реакций и разные количества органообразующих веществ связывал с разным количеством генов-ферментов в ооциты яйцеклетки и затем в разных тканях и органах-мишенях. Именно это смелое предположение о варьировании количества генов-ферментов привело его к конфликту с хромосомной теорией наследственности. В 1932 г. Гольдшмидт прочитал лекцию на эту тему в США на Морской биологической станции в Вудс-Холле. Но его конструкция была принята настороженно. Сам Гольдшмидт писал: «Я никогда не мог понять, почему этот вывод, строго обоснованный экспериментальными данными, рассматривается некоторыми, как нечто опасное...» (Гольдшмидт, 1933. см.: Соколова, 1998).

Морган называл рассуждения Гольдшмидта в этой части скорее химерическими, нежели химическими (Светлов, 1978, С. 210). Ведь вывод Гольдшмидта действительно подрывал одно из основных положений хромосомной теории о равном представительстве всех генов в клетках, их жесткой связи с локусами хромосом, строгой конвариантной редупликации и невозможности их свободного количественного варьирования. Заметим, что по этой же причине 25 лет не принималась всерьез гипотеза Б.Мак-Клинтон о том, что есть группа наследственных элементов, которые могут свободно передвигаться от локуса к локусу и варьировать в числе у разных индивидов и линий, и при этом активация мобильности этих элементов может происходить лишь в определенные периоды онтогенеза или лишь в определенных тканях или органах (см.: Голубовский, 2000). Такого рода оппозиционность притягивала друг к другу Мак-Клинтон и Гольдшмидта (Keller, 1983, С. 154-157).

Антиномия Морган-Гольдшмит была разрешена, как это обычно бывает в истории, на новом витке развития генетики в 1940-1960-е гг. В данном контексте следует назвать такие открытия и концепции: 1) концепция Бидла и Татума «один ген — один фермент»; 2) открытие ДНК-вой природы генов хромосом и кодового информационного принципа в действии гена в цепи ДНК-РНК-белок; оказалось, что, количество генов, как правило, остается постоянным, но легко варьирует количество их информационных РНК-копий, интенсивность транскрипции РНК с определенного гена и интенсивность трансляции или интенсивность синтеза полипептида с определенного транскрипта; 3) концепция генной регуляции Жакоба и Моно, открытие особых генов-регуляторов, которые могут включать и выключать блоки генов в разные периоды онтогенеза в зависимости от потребностей клетки за счет синтеза циркулируемых через цитоплазму ДНК-связывающихся белков, способных по мере развития позитивно или негативно регулировать степень транскрипции одного или серии генов. Легко видеть, что эти открытия подтвердили смелую гипотезу Гольдшмидта о том, как гены регулируют онтогенез.

Сходство взглядов Гольдшмидта и Хаксли в замыкании триады генетика-развитие-онтогенез было принципиальным. И это важно подчеркнуть. Оба исследователя, во-первых, считали, что именно изменения хода онтогенеза в раннем эмбриональном развитии наиболее важны для появления новых форм в эволюции; во-вторых, связывали происхождение этих изменений с особыми мутациями, влияющими либо на абсолютную и относительную скорость роста, либо на количество особых морфогенетических веществ (прежде всего гормонов и молекул-морфогенов), либо на характер закономерного распределения этих веществ (каждый ген должен действовать в данном месте и в данное время); и в-третьих, оба исследователя придавали особое значение целостности онтогенеза, который происходит по определенной программе.

Уже в 1920 г. Гольдшмидт, обсуждая закономерности преобразования форм в эволюции, проанализированные в известной книге Томпсона, обратил внимание на то, что множество морфологических различий может путем простых математических законов быть связано с изменением относительного роста. Со своей стороны, в том же 1920 г. Гольдшмидт делает пророческое предположение, которое вошло в его книгу 1940 г.: «Добавим к этому, что высоко специализированный дифференциальный рост

может быть инициирован образованием специфических гормонов (детерминирующих веществ) в определенное время; можно вообразить множество эволюционных процессов, которые обусловлены небольшими количественными изменениями базисных генов, приводящими к сдвигам в упорядоченных во времени координаций» (Goldschmidt, 1982, P. 311).

Эта идея была экспериментально подтверждена затем в работах и самого Гольдшмидта. И недаром Хаксли называет «прекрасным обсуждением» то, как Гольдшмидт связывал с эволюцией генетику развития (Huxley, 1944, P. 513). Хаксли замечает, что представители школы Моргана пытались преуменьшить эволюционную важность изменений генов, контролирующих рост и морфологическое строение, а также важность координации их действия в пространстве и времени.

Раздел IV своей книги Гольдшмидт назвал «Мутации, влияющие на раннее развитие» (Goldschmidt, 1982, P. 309). Он указал, что уже в своей книге, написанной в 1920-е гг. Гольдшмидт (1923) пришел к пониманию, что гены, которые контролируют развитие, действуют путем изменения относительных скоростей интегрированного процесса дифференциации. Автор обнаружил разные состояния некоторых генов и связал это с количеством генетического материала, и это привело к идее, что определенные единичные мутации могут количественно влиять на ранний эмбриональный процесс путем изменения его скорости относительно других этапов дифференциации. Если такая мутация выживает, она влечет за собой одноступенчатое значительное отклонение развития.

Вплоть до начала 1930-х гг. Гольдшмидт полагал, что эволюция происходит главным образом путем накопления микромутаций, и что кроме этого возможны мутации, которые влияют на раннее эмбриональное развитие и вызывают большие эволюционные изменения. Как пишет Гольдшмидт: «Эта моя точка зрения была принята другими исследователями и усилена в работах Холдейна (Haldane, 1932), Хаксли (Huxley, 1932) и в особенности де Бира (Beeg de, 1930), который детально разработал проблему» (Goldschmidt, 1982, P. 311). Но уже в 1932-1933 гг., обдумывая результаты своих исследований по географической изменчивости шелкопряда, Гольдшмидт сделал резкое разграничение между микро- и макроэволюцией, связав последнюю с действием особых «системных мутаций», меняющих ход эмбрионального развития.

Гольдшмидт указал, что сама по себе идея особой эволюционной важности изменений начальных этапов эмбриогенеза вовсе не новая, она высказывалась многими зоологами и палеонтологами (Ф.Мюллер, А.Келликер, Э.Коп, В.Гарстанг) и в наибольшей степени была разработана А.Н.Северцовым в книге «Морфологические закономерности эволюции», переведенной на немецкий язык в 1931 г. Гольдшмидт фактически был единственным зарубежным эволюционистом, кто многократно цитировал и хорошо знал работы А.Н.Северцова.

Новым, по Гольдшмидту и Дж.Хаксли, является то, что впервые в их работах эта идея была выражена на языке физиологической генетики и связана с конкретным изучением действия мутаций раннего эмбрионального развития, в то время как А.Н.Северцов пользовался языком эмбриологии.

В главе «Эволюция и потенциалы развития» Гольдшмидт почти афористически объясняет, почему для истолкования макроэволюции необходимы прежде всего изменения, затрагивающие онтогенез: «... эволюция означает переход из одной стабильной системы в другую стабильную систему развития. Генетическая основа этого изменения — лишь одна сторона проблемы... Какова бы ни была наша концепция зародышевой плазмы, мозаика генов или организация хромосом, специфичность зародышевой плазмы состоит в ее способности порождать систему реакций, онтогенез индивида, согласно определенному порядку, который повторяет себя подобно автомату. Эволюция, таким образом, означает образование определенного процесса развития, контролируемого изменениями зародышевой плазмы, и образование новой структуры зародышевой плазмы» (Goldschmidt, 1982, P. 251).

Гольдшмидт рассматривает три группы фактов и наблюдений, которые показывают особую эволюционную важность изменений относительного роста и скоростей развития: факты и обобщения, собранные в известной книге английского зоолога Томпсона «Рост и форма» (Thompson, 1917), гомеозисные мутации, феномен рудиментации и, наконец, макромутации, которые Гольдшмидт назвал вызывающей скандальной метафорой «hopeful monsters» — «перспективные монстры». Собранные Томпсоном примеры преобразования форм живых организмов за счет преобразований скоростей и интенсивности роста в системе декартовых координат в значительной степени повлияли на взгляды и Гольдшмидта, и Хаксли. Идеи и примеры Томпсона вошли составной частью в разработанную Хаксли теорию аллометрического роста (см.: Goldschmidt, 1982, P. 317-323). Любопытно, что Гольдшмидт в своей книге придает большее эволюционное значение концепции аллометрического роста и обсуждает ее более детально, нежели автор концепции Дж.Хаксли в своей одновременно вышедшей книге. Впрочем, это неудивительно, поскольку становление концепции аллометрии заняло десятилетия (Gayon, 2000).

В истории науки обычны ситуации, когда истолкователь расширяет интеллектуальную область открытых другими фактов или высказанных другими гипотез и концепций. Процесс истолкования включает два аспекта: 1) герменевтика, когда ищут варианты смысла внутри текста или символа; 2) экзегеза — мысли, пришедшие попутно, по ходу истолкования текста. Напомним, что продуктивное на стыке герменевтика/экзегеза истолкование и осмысление текста Библии длится уже многие сотни лет.

Гольдшмидт указал, что Хаксли первый правильно истолковал ряд примеров геометрического описания морфогенетических эволюционных трансформаций, разобранных в книге Томпсона в рамках изменений градиента или скорости роста в переднем или заднем полюсах эмбриона. Аллометрический рост, согласно предложенной в 1932 г. формуле Хаксли, описывается формулой: $y = bxk$, где x — размер животного, y — размер дифференциально растущего органа, k — соотношение удельных скоростей роста, b — скалярный множитель. Величины x и y обычно откладывают в логарифмическом масштабе. Когда $k=1$, соотношение размеров структур не меняется, рост происходит изометрически, что довольно редко. В большинстве случаев k отличается от 1 и пропорции меняются с изменением размеров.

Хаксли в 1932 г. эффектно приложил концепцию аллометрического роста к анализу фенотипического полиморфизма (Huxley, 1932). Оказалось, что хотя муравьи-солдаты из-за своих огромных головы и челюстей выглядят иначе, чем другие рабочие особи, все многообразие форм укладывается в одну аллометрическую кривую как в семьях муравьев. Концепция аллометрического роста оказалась весьма продуктивной и при анализе палеонтологического материала и сравнительного морфологического анализа близких видов. При этом выявляются варианты направленного ортогенетического роста,

определяемые принципами аллометрии и мало связанные с адаптивностью. В качестве примера Гольдшмидт и Хаксли приводят гигантские рога титанотериев.

Наклон кривой аллометрического роста какого-либо органа либо может меняться в онтогенезе, либо различаться у разных видов. Регуляция размера зачатка, из которого развивается орган, может существенно изменить характер аллометрического соотношения. В свою очередь, размер зачатка может зависеть от скорости клеточного деления и от мутаций генов, контролирующих эту скорость. Так легко перебрасывается мост между эволюционной важностью аллометрии и важностью изменений генов, регулирующих скорости роста и развития.

На множестве примеров Гольдшмидт показывает, что программа развития есть нечто целостное, она не сводится к взаимодействиям генов или генному балансу. Сюда он относил, к примеру, явление регенерации, «внутреннее свойство и тенденцию эмбриональных клеток активно передвигаться и объединяться с другими клетками для образования новой ткани» (Goldschmidt, 1982, P. 294). Точно так же Хаксли писал, что регенерация всеми признается за внутренне присущее свойство живого, которое не сводится к тому, чтобы истолковать ее распространенность у низших форм (Huxley, 1944, P. 418).

Гольдшмидт пошел далее и предложил свой сценарий связей в триаде генетика-онтогенез-эволюция. Он, как уже упоминалось выше, постулировал, что для видообразования важны не отдельные мутации, а реорганизация целостной системы генов, управляющих развитием. И в этом смысле изучение явлений в области генетики популяций (микроэволюция) мало что дает для понимания образования новых видов и более высоких систематических единиц. Целостная онтогенетическая система, по Гольдшмидту, может изменяться за счет особого типа наследственных изменений, системных мутаций или макромутаций, затрагивающих ранние этапы развития и характер эндокринно-гормонального статуса. Он оппонировал также классическому представлению о дискретности хромосом. Он считал, что хромосома — это целостная упорядоченная система; определенные нарушения ее «полей» способны приводить к резким изменениям эмбрионального развития. Материальным аналогом такого рода изменения послужил для Гольдшмидта феномен эффекта положения в случае хромосомных перестроек. И здесь Гольдшмидт во многом оказался прав, однако анализ этого вопроса выходит за рамки данной статьи (см. Голубовский, 2000).

Литература

1. Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс, 1999. 639 с.
2. Галл Я.М. Прелюдия к эволюционному синтезу // Эволюционная биология: история и теория. СПб: СПбФИИЕТ РАН, 1999. С. 5-12.
3. Галл Я.М. Джулиан Хаксли: творческий образ и эволюционная биология // Вестник ВОГиС. 2001. № 17. С. 15-21.
4. Гексли Дж., Бир Г. де. Основы экспериментальной эмбриологии. М.;Л.: Изд.-во биол. и мед. лит-ры, 1936. 467 с.
5. Гольдшмидт Р. Генетика и физиология развития // Природа. 1933. № 5/6. С. 124-133.
6. Гольдшмидт Р. Механизм и физиология определения пола / Ред. Н.К.Кольцов. М.; Пгр.: Гос. изд., 1923. 168 с.
7. Голубовский М.Д. Век генетики. Эволюция идей и понятий. СПб: Борей Арт., 2000. 262 с.
8. Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
9. Морган Т.Г. Экспериментальные основы эволюции. М.: Биомедгиз, 1936. 250 с.
10. Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены, эволюция. М.: Мир, 1986. 402 с.
11. Светлов П.Г. Физиология (механика) развития. Л.: Наука, 1978. Т. 1. 279 с. Т. 2. 263 с.
12. Соколова К.Б. Развитие фенотипики в первой половине XX века. М.: Наука, 1998. 160 с.
13. Beer de G. Embryology and evolution. Oxford: Oxford Univ. Press, 1930. 116 p.
14. Carson H. Chromosome tracers of the origin of species // Science. 1970. V. 177. P. 1414-1418.
15. Carson H. A provocative view of the evolutionary process // Richard Goldschmidt, controversial geneticist and creative biologist / Ed. L.K.Pieterick. Basel a.o.: Birkhauser, 1980. P. 27-31.
16. Dobzhansky T. Species of Drosophila // Science. 1971. V. 177. P. 664-669.
17. Gayon J. History of the concept of allometry // Amer. Zool. 2000. V. 40, № 5. P. 748-758.
18. Goldschmidt R. Physiological genetics. N.Y.: Mcgraw -Hill, 1938. 375 p.
19. Goldschmidt R. The material basis of evolution. New Haven: Yale Univ. Press, 1982. (2nd d.) 436 p.
20. Goldschmidt R. In and out of the ivory tower: an autobiography of Richard B. Goldschmidt. Seattle: Univ. Wash. Press, 1960. 352 p.
21. Gould S.J. The uses of heresy: an introduction to Richard Goldschmidt's «The material basis of evolution» // Goldschmidt R. The material basis of evolution. New Haven: Yale Univ. Press, 1982. P. XIII-XLIII.
22. Haldane J.B.S. The courses of evolution. N.Y.; London: Harper and Bros, 1932. 235 p.
23. Huxley J.S. Problems of relative growth. London: Methuen and Co, 1932. 276 p.
24. Huxley J.S. Natural Selection and Evolutionary progress // British Association for the Advancement of Science. Report of the Annual meeting. London, 1936. P. 81-100.
25. Huxley J.S. Evolution. The modern synthesis. London: George Allen and Unwin, 1944. 645 p.

26. Huxley J.S. The three types of evolutionary process // Nature. 1957. V. 180, № 4884. P. 454-455.
27. Huxley J.S., Haldane J.B.S. Animal biology. London: George Allen and Unwin, 1926. 156 p.
28. Keller R.F. A feeling for the organism. N.Y.: Freeman and Company, 1983. 235 p.
29. Lewis H. Speciation in flowering plants // Science. 1966. V. 152. P. 167-172.
30. McClintock B. The significances of responses of the genome to challenge // Science. 1984. V. 226. P. 792-801.
31. Provine W.P. Sewall Wright and Evolutionary Biology. Chicago: Univ. Chicago Press, 1986. 545 p.
32. Stern C. Richard Benedict Goldschmidt (1878-1960): a biographical memoir // Richard Goldschmidt, controversial geneticist and creative biologist / Ed. L.K.Pieterick. Basel a.o.: Birkhauser, 1980. P. 68-99.
33. Thompson D'Arcy W. On growth and form. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1917. 793 p.
34. Willis J. Age and area. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1922. 259 p.
35. Willis J. The course of evolution by differentiation or divergent mutation rather than by selection. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1940. 207 p.

М.Д. Голубовский, д.б.н., Институт истории естествознания и техники РАН, Санкт-Петербург

Я.М. Галл, д.б.н., Институт истории естествознания и техники РАН, Санкт-Петербург