

## ГЕНЕТИКА, ЭКОЛОГИЯ И КОНЦЕПЦИЯ МАКРОЭВОЛЮЦИИ Н.К. КОЛЬЦОВА

Я.М. Галл

Институт истории естествознания и техники РАН, Санкт-Петербург  
e-mail: Yasha@JG7549.spb.edu

Историки науки, генетики и экологи проявляют большой интерес к тематике, связанной с выявлением прямых и обратных связей между генетикой, экологией и теорией эволюции. Особенно активно обсуждаются проблемы теории естественного отбора, микроэволюции и видообразования, а также влияние дарвинизма на развитие экологических идей (Галл, 1984, 1988; Kingsland, 1985; Гиляров, 2003а, б). Формирование экологической генетики все более привлекает внимание самих генетиков (Ford, 1964; Лучникова, 1981; Инге-Вечтомов, 1989). Вопрос о влиянии генетики индивидуального развития на формирование представлений о макроэволюции исследован гораздо в меньшей степени (см.: Голубовский, Галл, 2003; Галл, 2004). Правда, интереснейшая биологическая программа Evo-Devo (Evolution-Development) столь быстро развивается, что в ее рамках даже сформировалось самостоятельное историко-научное направление (Gilbert, Atkinson, 1992; Gilbert, 1994, 2000; Лучникова, Галл, 1994; Музрукова, 1999; Dietrich, 2000, Gayon, 2000).

Из ранних классических трудов по макроэволюции, в которых синэкологическим процессам четко отводилась ведущая роль в происхождении эволюционных новшеств, пожалуй, можно назвать исследования В.О. Ковалевского по эволюции копытных при переходе из лесной зоны в степь (Завадский, 1973; Todes, 1978). Весь комплекс координированных изменений конечности и ее механических свойств, общего скелета, челюсти и зубного аппарата, желудка объяснялся Ковалевским на примере эволюции семейства лошадиных естественным отбором и биотическими взаимодействиями.

Глубоко обоснованная концепция макроэволюции в аспекте соотношения индивидуального и исторического развития была

создана А.Н. Северцовым (1945а, б), который предложил три основных способа, или модуса (архаллакисы, девиации и анаболии), преобразования онтогенеза, имеющие далеко не равноценные значения для эволюционного процесса. Архаллакисы – наследственные изменения, затрагивающие самые ранние стадии эмбрионального развития, вызывают драматические эволюционные последствия. Р. Гольдшмидт (Goldschmidt, 1940) и А.Л. Тахтаджян (1983) на различном зоологическом и ботаническом материалах идентифицировали их с макромутациями или системными мутациями, которые изредка, при особых экологических условиях, становятся родоначальниками крупных таксонов. Девиации – отклонения на какой-нибудь промежуточной стадии развития, вероятность их сохранения значительно выше, чем архаллакисов, так как они менее нарушают зародышевое развитие и онтогенетические корреляции. К самым распространенным модусам эволюции принадлежит анаболия, вызывающая преобразования конечных стадий развития или надставки над ними. Г. де Бир удачно назвал такие изменения онтогенеза геронтоморфозами (de Beer, 1930).

Опираясь на теоретические разработки И.И. Мечникова, А.Н. Северцов (1934) также создал концепцию о направлениях эволюционного процесса (прогресс, регресс, идиоадаптации). Обе теории А.Н. Северцова взаимосвязаны, и сам автор объединил их в «морфобиологическую теорию эволюции». Теория была разработана на материалах сравнительной эмбриологии и морфологии позвоночных животных и, естественно, должна дополняться или переосмысливаться на основе быстро развивающихся генетики развития и экологии. А.Н. Северцов никогда не пытался состыковать свои идеи в области макроэволюции с генетическими

концепциями, которых было уже достаточно много (см.: Adams, 1980).

Идеи А.Н. Северцова в области макроэволюции и исследования в генетике популяций попытался синтезировать его ученик И.И. Шмальгаузен. Именно концепция преобразований лабильных конечных стадий индивидуального развития была положена в основу теории стабилизирующего отбора И.И. Шмальгаузена (1939), которая очень часто привлекается для объяснения механизмов прогрессивной эволюции, так как она способствует уяснению причин автономизации индивидуального развития (копирование адаптивных модификаций частично сходными точечными мутациями в их фенотипическом проявлении). Такое копирование всегда возможно, так как существует мобилизационный резерв наследственной изменчивости (концепция С.М. Гершензона–И.И. Шмальгаузена). Однако в трудах И.И. Шмальгаузена генетика индивидуального развития игнорировалась при рассмотрении вопросов макроэволюции. И это вполне объяснимо, так как молодая наука предлагала неортодоксальные пути теоретизирования в области теории эволюции уже на самых ранних стадиях формирования эволюционного синтеза. Думается, что Шмальгаузен сознательно не хотел сваливать все в «одну кучу», так как это не привело бы к построению законченной теории. Кроме того, Шмальгаузен как специалист в области морфологии позвоночных животных был убежден, что анаболии наиболее распространены в природе и могут легко закрепиться естественным отбором в природных популяциях. Специалист по эмбриогенезу, росту и общей морфологии отказался от «услуг» генетики и биологии развития. Лишь небольшое число биологов-эволюционистов даже в мировой науке воспользовались предложениями генетики развития (см.: Gould, 2002; Галл, 2004).

В 1933 г. Н.К. Кольцов опубликовал в популярной форме статью, посвященную проблеме прогрессивной эволюции, в которой широко использовал материал по генетике развития, зоологии беспозвоночных животных, экологии и тем самым вышел на новый уровень исследования. Он не просто стремился обосновать идею о ведущей роли

неотении в широком смысле слова в процессах макроэволюции (прогресс, регресс), но одним из первых начал осуществлять поиск генетических механизмов и экологических последствий этого сложного явления, которое изучалось довольно интенсивно (см.: Мирзоян, 1974; Gould, 1977). А.Л. Тахтаджян, вероятно, первым отметил роль труда Н.К. Кольцова в развитии теории эволюции в целом и в трактовке роли неотении и макромутаций в прогрессивной эволюции (Тахтаджян, 1943). Краткий анализ эволюционной концепции Н.К. Кольцова предложен в книге В.В. Бабкова (1985). Но работа Кольцова столь многогранна, что требует специального исследования.

Проблему прогрессивной эволюции Н.К. Кольцов начал рассматривать с анализа критериев. Резкой критике была подвергнута набиравшая силу якобы дарвиновская идея о том, что степень приспособленности организмов может стать главным критерием прогрессивной эволюции. Такой абстрактно-экологический взгляд просто отвергался. Любой организм, популяция или вид всегда хорошо приспособлены к той среде, где они живут, так как они выживают и оставляют потомство. При экологической интерпретации макроэволюции Кольцов отвергал всякую отвлеченность и общие рассуждения. Эволюционирующая группа всегда должна рассматриваться в тесном единстве с абиотической и биотической средой обитания или при переходе в новые среды. Более того, Кольцов предлагал изучать эволюцию и вымирание группы как сложный коадаптированный комплекс. «Неуклюжий стегоцефал был, без сомнения, прекрасно приспособлен к климату, почве, условиям обитания, к защите от хищников, паразитов и современных ему бактерий, от которых, может быть, быстро вымерли бы многие из его потомков, которые кажутся нам более приспособленными, а на самом деле приспособлены к совершенно иным условиям» (Кольцов, 1933. С. 486). Экологический сценарий макроэволюции был мастерски обрисован Кольцовым, когда рассматривалась эволюция рептилий и млекопитающих. При этом естественный отбор обеспечивает лишь некий минимум приспособленности, и помимо адаптивной эволюции широко распространена нейтральная эволюция.

Концепция биологического или экологического прогресса также ставилась под большое сомнение. По этому критерию бактерии и насекомые должны быть отнесены к самым прогрессивным группам. Кольцов обратил внимание на то, что при анализе критериев прогрессивной эволюции исследователь всегда находится в состоянии антропоцентриста, так как ему всегда кажется, что человек – самое прогрессивное существо. По Кольцову, для такого взгляда нет ни малейших оснований. «Очевидно требуется немало усилий, чтобы освободиться от этого ненаучного предрассудка» (Там же. С. 487).

Он внимательно рассмотрел понятия «высшее» и «низшее» в эволюционной биологии с точки зрения генетики и молекулярной биологии. В этом плане идеал исследования заключался бы в том, как если бы была возможность изучить проблему на уровне сравнительной геномики видов, в особенностях строения хромосом или их небольших участков и отдельных молекул. Такая возможность сейчас отсутствует в силу того, что генетика – молодая наука и еще не способна решать задачи такого рода. Поэтому Кольцов предложил пользоваться старым критерием прогресса, выражающим морфологическую сложность фенотипа. Но он неслучайно использовал понятие «фенотип», а не «организм». Во-первых, было отчленено то, что проблема всегда исследовалась лишь на одном уровне, во-вторых, возникла возможность дополнить исследование совершенно новым генотипическим уровнем, разумеется, если есть возможность. Кольцов явно прогнозировал, быть может, даже интуитивно, что генетика может быть вовлечена в сферу познания большой эволюции двумя путями: вскрытием механизмов формирования фенотипических новшеств (генетика развития) и изучением эволюции генотипа (генома) вне связи с фенотипическими преобразованиями. Но даже старый критерий однозначно демонстрирует одну тонкую вещь: не вся эволюция в целом носит прогрессивный характер. При этом явление было чрезвычайно резким, так как в то время биологи-эволюционисты были увлечены именно познанием прогрессивной эволюции. В меньшей степени явления регресса имеют место в ходе большой эво-

люции и не только как тупиковые линии или короткие фазы в прогрессивной эволюции. Этот тезис обосновывался огромным материалом из области зоологии беспозвоночных. Кольцов нацелил свою работу на анализ взаимосвязи переходов от прогресса к регрессу и *vice versa*. Второй не менее оригинальный ход мысли Кольцова заключался в том, что явления неотений лежат в основе как прогрессивных, так и регрессивных (упрощение организации) событий в эволюции.

Для доказательства широкого распространения явлений регресса в эволюции Кольцов любое упрощение фенотипа трактовал как явление регрессивное. Неотения чаще всего ведет к упрощению фенотипа, так как сбрасываются конечные признаки или стадии развития. По этой же причине и регресс всегда основан в какой-то степени на неотении. К явлениям регресса Кольцов отнес все формы паразитизма и в том числе неотенические формы. Даже аксолотль, у которого выпала конечная стадия развития, также отнесен к явлениям регрессивной эволюции. «Надо заранее слишком твердо уверовать в прогрессивный характер всякой эволюции, чтобы отрицать очевидность регресса у всех этих паразитических, сидячих и неотенических форм, которые, как правило, являются упрощенными по сравнению с их более сложными предками, результатом потери большого количества генов, не возмещаемой приобретением некоторого числа новых генов» (Там же. С. 485).

Кольцов специально остановился на генетических механизмах макроэволюции. Он полагал, что неотения у мексиканского аксолотля возникла в результате появления нового гена, подавляющего развитие щитовидной железы, в результате чего подавляется метаморфоз. К моменту появления статьи Кольцова генетические аспекты неотении были исследованы в специальной работе Е. Форда и Дж. Хаксли. Британцы выдвинули концепцию скоростей действия генов, контролирующей гормональный статус процессов индивидуального развития (Ford, Huxley, 1927). Они уже на заре исследования генетических основ неотении отказались от идеи возникновения новых генов, а сосредоточили основное внимание на

«производстве» количества продуктов действия генов, контролирующих онтогенез. Кольцов выдвинул идею создания новых генов, но действующих через репрессию базисного гена, ответственного за развитие щитовидной железы. Интерпретации кажутся совершенно разными. Но в них заложена одна общая идея – активность действия генов и регуляция этой активности. В обеих интерпретациях в центре стоит проблема экспрессии гена. С генетической точки зрения, по Кольцову, неотения потому и играла такую большую роль в эволюции и так широко распространена в разных группах животного царства, что она может возникнуть очень легко – путем изменения активности действия одного гена или возникновения одного гена со множеством взаимодействий и плейотропных эффектов.

Интересно, что в явления неотении Кольцов включил все случаи как упрощения онтогенеза, так и трансформации органов и вполне естественно сосредоточился на анализе отряда Diptera, так как на дрозофиле уже были открыты гомеозисные мутации. Происхождение антенн, хоботковых лопастей и гальтеров объяснялось остановкой в развитии на ранних эмбриональных стадиях и, следовательно, было отнесено к явлениям неотении. Поэтому открытые к тому времени гомеозисные мутации (*bithorax*, *aristopedia*, *tetraptera*) с точки зрения эволюции представляют огромный интерес, так как уничтожают результаты действия неотении и возвращают органы в предковое состояние. Путем изучения гомеозисных мутаций можно проследить эволюцию группы, так как, по словам самого Кольцова, именно мутации этого класса выступают в роли «отпирателей неотенических запоров».

Почему гомеозисные мутации всегда проявляются в виде уродов и страшных монстров? Ответ, по Кольцову, следует искать в эволюции на уровне генома. Все пять известных к тому времени гомеозисных локусов находятся рядом в определенной последовательности и все локализованы у дрозофилы на очень коротком участке в третьей хромосоме. Этот блок генов имеет очень древнее происхождение, и обособление отряда двукрылых произошло в результате образования одного неотеничного гена, оста-

новившего развитие предкового насекомого на той стадии эмбриогенеза, когда только начали дифференцироваться задние крылья, ротовые части и антенны. В ходе дальнейшей эволюции сам ген неотении эволюционировал, т. е. подвергся дифференцировке и распался на ряд локусов, находящихся в одной связке (как теперь говорят, гомеобокс), контролирующих «недоразвитие», или неотению. Интересно, что в качестве модели дальнейшей дифференцировки одного базисного гена Кольцов использовал исследования по локусу *scute*, которые велись под руководством А.С. Серебровского (см.: Гайсинович, 1988).

Концепция ступенчатого аллеломорфизма Серебровского была использована при объяснении эволюции генома и фенотипической эволюции больших групп животных. Последовательная связка генов более надежно ведет к реализации нового типа развития, чем один ген. В случае контроля развития обратная мутация по одному гену может уничтожить онтогенетические и эволюционные новшества. Уроды возникают именно потому, что возникают отдельные мутации скорее обратного типа лишь в одном из гомеозисных локусов и полная необратимость эволюции стала уже невозможной. «В настоящее время вместо одного гена неотении мы имеем целый отрезок, на котором сосредоточены гены, задерживающие развитие отдельных органов в мухе. Поэтому обратные мутации, отмыкающие неотенические запоры, происходят в отдельных локусах независимо друг от друга. Таким образом, результаты экспериментальных работ по генетике дрозофилы позволят нам, быть может, вскрыть природу одного мутационного толчка к неотении, который имел место миллионы лет назад и о котором не сохранилось ясных палеонтологических данных» (Там же. С. 485).

В этом коротком отрывке Кольцов сумел выразить целую гамму идей, которые именно сейчас стоят в центре внимания эволюционной и молекулярной биологии развития. Концепция о первоначальном мутационном толчке совсем не противоречила концепции Форда–Хаксли. Они как бы лежат в разных временных интервалах эволюционной истории. Кольцов ушел в более древ-

ную историю происхождения генов-«дизайнеров», конструирующих новые «архетипы», а Форд и Хаксли предложили концепцию действия генов в современном типе онтогенеза и использовали ее при объяснении эволюционных явлений. Таким образом, Кольцов и британцы исследовали не только регуляторные механизмы в разных временных интервалах эволюционной истории, но и разные классы самих генов, и разные типы генетических сетей. Интересно, что в том же 1933 г. Р. Гольдшмидт впервые высказал скандальную идею об обнадёживающих монстрах, основываясь на исследованиях по гомеозисным мутациям (см. Голубовский, Галл, 2003). Кольцов одновременно предложил интерпретацию, близкую к гольдшмитовской, но свои мысли выражал в более осторожной форме. Интересно, что исследование гомеозисных мутаций и генов-регуляторов пошло именно по пути, который очертил Кольцов: за последние 15 лет развернулись многочисленные исследования, приведшие к открытию роли гомеозисных генов в реализации общего плана строения животных и растений и в регуляции путей индивидуального развития. Но, например, еще в 1925 г. Б.Л. Астауров описал мутацию *tetraptera*, вызывающую появление дополнительной пары крыльев за счет трансформации жужалец (гальтеров), которые определили его научный интерес на всю жизнь (см.: Инге-Вечтомов, Бочков, 2004; Корочкин, 2004). Молекулярные исследования показали, что гены этого типа состоят из высококонсервативной ДНК, длиной в 180 н.п. Они располагаются всегда в кластерах по шесть генов. Эти короткие последовательности присутствуют во всех животных и растениях и выполняют сходную функцию – кодируют белок, состоящий из шести аминокислот, и во многом напоминают репрессорные белки прокариот. Эта группа генов обнаружена и у дрожжей, которые вовлечены в функцию спаривания и действуют как репрессор, контролирующий общий метаболизм. Наличие гомеозисных боксов во всех царствах живого дало право современным эволюционистам поставить вопрос об их происхождении от общего предка (Niklas, 1997). Правда, в наши дни их происхождение чаще всего видится в дупли-

кации первоначального гена и в последующей дивергенции функций в дублированных блоках, на что указал Бабков (1985), интерпретируя концепцию Кольцова. Не исключено, что многие процессы были задействованы в формировании, говоря современным языком, генов-«дизайнеров», а их эволюционная консервативность точно такая же, как и самих ограниченных в числе «архетипов», которые они контролируют.

В современных исследованиях действия регуляторных генов, вызывающих неотению, и генов-«дизайнеров» разведены по темам и исследуются разные классы генов. Помимо использования гомеозисных мутаций, существуют и другие подходы к изучению генетико-молекулярных основ более распространенных форм неотенических преобразований онтогенеза, например, когда во взрослом состоянии сохраняются какие-либо ювенильные черты или рост животных и растений резко меняет свою скорость. Изучение критического времени перехода вегетативного роста в репродуктивный и формирования цветка позволило на арабидопсисе (*Arabidopsis thaliana*) построить модель регуляции и выявления сети взаимодействующих генов. Были выявлены мутации, прерывающие нормальный ход онтогенеза, и возникали монстры типа «плодоносящих» эмбрионов (Yang *et al.*, 1995; Naughen *et al.*, 1995).

Кольцов же понимал неотению так широко, что практически предсказал все исследовательские пути, которые сейчас реализуются. Более того, проблема активности действия генов в индивидуальном развитии и вытекающие отсюда макроэволюционные последствия прослеживаются через всю статью Кольцова. Он анализировал пути эволюции групп, когда происходит активация одних генов, а другие как бы уходят в спячку. Все генетические события тесно увязывались с неотенией. «Резкая неотения – например, созревание половых органов на ранней личиночной стадии, подобной трохифоре аннелид, – ведет за собой сначала сильное упрощение только *фенотипа* (курсив Я.Г.), в то время как генотип сохраняет всю свою сложность. При этом большие участки хромосом теряют свою активность, так как не имеют возможности про-

явиться в эмбриональном развитии в силу исчезновения тех стадий, на которых они обычно проявляются» (Кольцов, 1933. С. 485). И здесь Кольцов через генетический анализ неотении показал пути перехода от регрессивной эволюции к прогрессивной. В эволюции насекомых огромную роль играла неотения, и это вело к уходу в «спячку» многих генов. Но уже в существующей неотенической форме может произойти мутация в «спящих» генах, что приведет к их активации с последующей «вспышкой» мутационного процесса, и группа может проявить «расцвет» прогрессивной эволюции. На таких периодических «вспышках» мутационного процесса, по Кольцову, шла быстрая эволюция костистых рыб, птиц и млекопитающих. В период становления млекопитающих действительно была массовая вспышка мутационного процесса, сформировались большие классы псевдогенов, для некоторых уже обнаружены регуляторные функции (Lee, 2003).

Через рассмотрение всех крупных групп животных Кольцов показал широкое распространение явлений прогресса и регресса и тонкие переходы между ними. А тот огромный акцент на проблеме регресса Кольцов сделал для того, чтобы избавиться от антропоцентризма при интерпретации направлений эволюции и больше опираться на физические и химические основы жизни. «Огромное значение регрессивных процессов в эволюции животного царства не должно удивлять нас, так как это явление вытекает из применения второго закона термодинамики, т. е. общей направленности исторического развития к переходу из сложного в простое» (Там же. С. 497).

Ни в коем случае концепцию Кольцова нельзя назвать регрессивной. Он отрицал предопределенность эволюции, т. е. регрессивная эволюция может сменить свое направление. «Нет никаких теоретических препятствий к признанию того, что на любой стадии регресса эволюционный процесс может переменить свое направление и стать снова прогрессивным, но уже не по прежнему руслу, а по более или менее измененному. Ведь вероятность точного повторения прежнего пути в обратном порядке ничтожно мала вследствие огромного числа воз-

можных комбинаций. Однако современная генетика вопреки «закону Долло» не исключает возможности, что некоторые органы, исчезнувшие в результате неотении, снова восстановятся в дальнейшем эволюционном процессе, так как задатки их сохраняются еще долгое время в генотипе в форме не проявляющихся вследствие торможения генов» (Там же. С. 497).

В рамках проблемы прогресс–регресс Кольцов рассмотрел трудноинтерпретируемые явления эволюционного застоя и «живых ископаемых». И здесь Кольцов, вероятно, впервые использовал генетический критерий прогрессивной эволюции: формирование устойчивых генотипов с широкой фенотипической лабильностью. Эта тенденция прослеживается и в эволюции неживой природы, так как там, как правило, сохраняются неопределенно долго лишь устойчивые соединения. Но проблема формирования «стойкого генотипа» остается открытой, так как существуют стойкие гены и гены легкомутирующие. Лучше всего данная тематика, по Кольцову, может быть исследована на «живых ископаемых» (*Nautilus*, *Ligula*) и человеке. Теперь хорошо известно, что гены, кодирующие белки и морфогены, действительно высококонсервативны, но их консервативность связана с тем, что мутации в этих генах, как правило, носят летальный характер (гистоны, гены – «архетипы»). «Следов» мутирования таких структурных и регуляторных генов просто не остается в эволюционном процессе.

Взаимодействие экологии и палеонтологии при изучении макроэволюции было специально рассмотрено Кольцовым. Он как бы широко экстраполировал взаимодействия, изученные на моделях типа «хищник–жертва» и «конкуренция». Синэкологический характер большой эволюции особенно нагляден при анализе эволюции рептилий и млекопитающих. В этих группах шла острая конкуренция между травоядными и хищниками, и прогрессивная эволюция шла в конкурирующих группах даже в рамках одного типа питания. Травоядные шли по эволюционному пути, связанному с ростом размера тела, приобретали специальные орудия защиты, быстроту бега и стадные инстинкты. У хищников развивались сила и ловкость

движения, могучие зубы и лапы. Каков же предел такого рода прогрессивной эволюции? По Кольцову, пределы такого типа эволюции следует искать в пределах специализаций, которые понизили эволюционную пластичность. Но экологический подход к эволюции и на этот раз позволил Кольцову показать, что вымирание любой специализированной линии или группы животных всегда связано с преобразованиями сообществ растений, животных и бактерий. «Травоядные гиганты вымирали, унося с собой всю богатую флору и фауну паразитов и нахлебников, которые строго на них специализировались, пройдя также прогрессивную эволюцию» (Там же. С. 498). Линия рассуждений, совмещающая экологический и палеонтологический подходы, часто присутствует в работе Кольцова при рассмотрении макроэволюции, и в этом смысле можно сказать, что он стоял у истоков современной палеоэкологии.

Проблема прогрессивной эволюции включает в себя проблему становления человека, и эта тенденция существует и по сей день. Труд Кольцова лишен малейшего антропоцентризма. Уже предки млекопитающих, скорее всего, были неотениками, так как уступали в размерах огромным рептилиям. Геном предков млекопитающих был перегружен «неактивными» генами и в то же время обладал высокой мутабельностью и нестабильностью. Человек никак не может избавиться от беспристрастного познания своей истории. Единственный признак, дающий право человеку возвеличивать себя, – непомерно большой мозг, способствовавший образованию бесконечного числа условных рефлексов. Но это повело к резкому упрощению огромного мира условных рефлексов и инстинктов. Общая характеристика человека, по Кольцову, выглядит так: «Все-таки человек – большеголовый урод, лишенный шерсти, с очень посредственными органами чувств, не могущий использовать передних конечностей при передвижении и потому передвигающийся относительно медленно, лишенный когтей для обороны, со слабыми зубами, без хвоста» (Там же. С. 496).

Кольцов специально остановился на эволюции человека в аспекте неотении. «Сравнительно-анатомической точки зрения

человека приходится сравнивать с детенышами человекообразных обезьян. Как и в других случаях, неотения повлекла за собой упрощение – по крайней мере частичное – генотипа и вместе с тем перевела в запас большое количество инактивированных генотипов, обеспечивающих высокую мутабельность человеческого типа» (Там же. С. 497). Интересно, что Кольцов не дает точной характеристики эволюции человека с точки зрения прогресса или регресса. Но по тону его исследования следует вполне очевидное заключение: человек далек от прогресса, которым характеризуется биологический мир. Кольцов не анализировал геологическую роль человека, но сейчас становится очевидным: появление человека стало настоящей катастрофой, поставившей под прямую угрозу существование самой биосферы. Правда, возвеличивание человека в трудах антропологов, эволюционистов и обществоведов, по Кольцову, не есть результат научных исследований, а скорее наследство, полученное наукой от Библии. Кольцов как бы призывает вернуться к мыслям Ч. Дарвина о том, что человек должен быть изучен всеми доступными научными методами, которые используются при изучении животных.

Такой «приземленный» анализ становления человека Кольцовым имеет под собой веские основания. Человечество совершенно не дает себе отчет в том, что оно стоит на краю пропасти, без всяких естественных глобальных катастроф и ядерных войн. Своей бурной «деятельностью» и без контроля за рождаемостью человечество четко проложило себе путь к вымиранию (Моррис, 2001) или к уничтожению биосферы. Вместо ожидаемой ноосферы человечество создает самую настоящую какосферу (Заварзин, 2003).

О таком «будущем» человечества высказался вполне определенно еще Ж.Б. Ламарк в начале 19-го века. «Человек, ослепленный эгоизмом, становится недостаточно предусмотрительным даже в том, что касается его собственных интересов: вследствие своей склонности извлекать наслаждение из всего, что находится в его распоряжении, одним словом, вследствие своего беззаботного отношения к будущему и равнодушия к себе

подобным он сам как бы способствует уничтожению средств к самосохранению и тем самым – истреблению своего вида. Ради минутной прихоти он уничтожает полезные растения, защищающие почву, что влечет за собой ее бесплодие и высыхание источников, вытесняет обитавших вблизи них животных, находивших здесь средства к существованию, так что обширные пространства земли, некогда очень плодородные и густо населенные разного рода живыми существами, превращаются в обнаженные, бесплодные и необитаемые пустыни. Можно, пожалуй, сказать, что назначение человека как бы заключается в том, чтобы уничтожить свой род, предварительно сделав Земной шар непригодным для обитания» (Ламарк, 1959. С. 442). Такие пророческие слова мог высказать человек, который действительно понимал, что представляет собой биосфера и что ее ожидает в недалеком будущем, благодаря появлению всего лишь одного вида, вышедшего за границы нормального экологического контроля и резко нарушившего баланс и экономию природы (см. Серавин, 1994).

Таким образом, Кольцов весьма удачно выписал многие экологические аспекты эволюции от видов, сообществ и до самых актуальных проблем биосферы, на которые в его время мало кто обращал внимание. И все это было сделано в период господства веры в неограниченные потенции человека, в том числе и в управлении всеми естественными процессами, протекающими на Земле. Но даже в наши дни познание глобальных процессов, столь скудное, что крупнейшие экологи мира призывают к объединению усилий ученых всех стран и многих специальностей к созданию настоящей исследовательской программы по изучению полных круговоротов элементов и соединений в биосфере (Мау, 1999).

Труд Кольцова основан на генетике развития и экологии и хорошо дополнял классическую статью С.С. Четверикова 1926 г. по генетике природных популяций и эволюции популяций и видов. Если мысленно объединить статьи классиков отечественной генетики, то эволюционный процесс во всем разнообразии – от уровня популяций и видов и до происхождения высших таксонов – предстает в едином теоретическом ключе на

основе синтеза естественной истории и генетики в двух «ипостасях» (генетика популяций и генетика развития).

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (код проекта: 04–06–80436).

## Литература

- Бабков В.В. Московская школа эволюционной генетики. М.: Наука, 1985. 215 с.
- Гайсинович А.Е. Зарождение и развитие генетики. М.: Наука, 1988. 423 с.
- Галл Я.М. Популяционная экология и эволюционная теория: историко-методологические проблемы // Экология и эволюционная теория / Ред. Я.М. Галл. Л.: Наука, 1984. С. 109–152.
- Галл Я.М. Развитие теории естественного отбора: эколого-генетический синтез: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: ЛГУ, 1988. 32 с.
- Галл Я.М. Джулиан Сорелл Хаксли. Научная биография. СПб.: Наука, 2004. 292 с.
- Гиляров А.М. Становление эволюционного подхода как объяснительного начала в экологии // Журн. общ. биологии. 2003а. Т. 64, № 1. С. 3–22.
- Гиляров А.М. Дарвинизм как средство ограничения экологического плюрализма // Журн. общ. биологии. 2003б. Т. 64, № 5. С. 439–448.
- Голубовский М.Д., Галл Я.М. Р. Гольдшмидт и Дж. Хаксли: творческие параллели // Журн. общ. биологии. 2003. Т. 64, № 6. С. 510–518.
- Завадский К.М. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859–1920-е годы). Л.: Наука, 1973. 423 с.
- Заварзин Г.А. Антипод ноосферы // Вестник РАН. 2003. Т. 73, № 7. С. 627–637.
- Инге-Вечтомов С.Г. Экологическая генетика: теория и практика // Исследования по генетике. 1989. Вып. 12. С. 3–10.
- Инге-Вечтомов С.Г., Бочков Н.П. Выдающийся генетик и гражданин. К 100-летию со дня рождения Б.Л. Астаурова // Вестник РАН. 2004. Т. 74, № 9. С. 837–843.
- Кольцов Н.К. Проблема прогрессивной эволюции // Биол. журнал. 1933. Т. 2. Вып. 4/5. С. 475–500.
- Корочкин Л.И. Мудрость и такт // Природа. 2004. № 10. С. 76–79.
- Ламарк Ж.Б. Аналитическая система положительных знаний человека, полученных прямо или косвенно из наблюдений (1820). Избр. пр. в 2-х томах (1955–1959). М.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 2. С. 347–572.



- Лучникова Е.М. Роль частотозависимого отбора в микроэволюции и экологические предпосылки его возникновения // Проблемы новейшей истории эволюционного учения Л.: Наука, 1981. С. 95–114.
- Лучникова И.М., Галл Я.М. Происхождение концепции генетической ассимиляции и теории канализирующего отбора К. Уоддингтона // Тр. СПб. об-ва естествоисп. СПб. 1994. Т. 90. Вып. 1. С. 77–87.
- Мирзоян Э.Н. Развитие учения о рекапитуляции. М.: Наука, 1974. 365 с.
- Моррис Д. Голая обезьяна. Человек с точки зрения зоолога. СПб.: Амфора, 2001. 268 с.
- Музрукова Е.Б. Незавершенные пути теоретической биологии: теория гена // Изв. РАН. Сер. биол. 1999. № 2. С. 221–227.
- Северцов А.Н. Эволюция и эмбриология (изд. в 1910 г.) // Северцов А.Н. Собр. соч. 1945а. М.; Л., 1945. Т. 3. С. 7–18.
- Северцов А.Н. Этюды по теории эволюции (изд. в 1912 г.) // Северцов А.Н. Собр. соч. 1945б. М.; Л., 1945. Т. 3. С. 19–216.
- Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции. М.; Л., 1934. (2-е издание).
- Серавин Л.Н. Похвальное слово Жану Батисту Ламарку // Вестник СПб ун-та. 1994. Сер. 3. Вып. 4. С. 3–17.
- Тахтаджян А.Л. Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений (Этюды по эволюционной морфологии) // Науч. тр. Ереван. гос. ун-та. 1943. Т. 22. С. 71–176.
- Тахтаджян А.Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Ботан. журнал. 1983. Т. 68, № 12. С. 1593–1603.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 223 с.
- Adams M. Severtsov and Schmalhausen: Russian morphology and the evolutionary synthesis // The Evolutionary Synthesis. Perspectives on the Unification Biology / Ed. E. Mayr, W. Provine. Cambridge – Mass. and London. Harvard Univ. Press, 1980. P. 193–228.
- Beer de G. Embryology and Evolution. Oxford: Univ. Press, 1930. 116 p.
- Dietrich M. From hopeful monsters to homeotic effects: Richard Goldschmidt's integration of development, evolution and genetics // Amer. Zool. 2000. V. 40. P. 738–747.
- Ford E. Ecological Genetics. London: Melthuen, 1964. 410 p.
- Ford E., Huxley J. Mendelian genes and rates of development in *Gammarus chevreuxi* // Brit. J. Exptl. Biol. 1927. V. 5. P. 112–134.
- Gayon J. History of the concept of allometry // Amer. Zool. 2000. V. 40, N 5. P. 748–758.
- Gilbert S. Dobzhansky, Waddington and Schmalhausen // The Evolution of Theodosius Dobzhansky / Ed. M. Adams. Princeton: Princeton Univ. Press., 1994. P. 143–154.
- Gilbert S. Diachronic biology meet evo–devo: C.H. Waddington's approach to evolutionary development biology // Amer. Zool. 2000. V. 40. P. 729–737.
- Gilbert S., Atkinson J. Development and evolution // Amer. Zool. 1992. V. 32. P. 101–144.
- Goldschmidt R. The Material Basis of Evolution. Hanover: Yale Univ. Press, 1940. 436 p.
- Gould S. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge – Mass. Harvard Univ. Press, 1977. 501 p.
- Gould S. The Structure of Evolutionary Theory. Cambridge – Mass., 2002. 1433 p.
- Haughen G., Schultz E., Martinetz-Zapater R. The regulation of flowering in *Arabidopsis*: meristems, morphogenesis, mutants // Can. J. Bot. 1995. V. 73. P. 959–981.
- Kingsland S. Modeling Nature. Episodes in the History of Population Ecology. Chicago; London: Chicago Univ. Press, 1985. 267 p.
- Lee J. Complicity of gene and pseudogene // Nature. 2003. V. 423. P. 175–177.
- May R. Unanswered questions in ecology // Philos. Trans. Royal Soc. Biol. Sci. 1999. V. 354, N 90. P. 1951–1959.
- Niklas K. The Evolutionary Biology of Plants. Chicago: Univ. Press. 1997. 449 p.
- Todes D.V. O. Kovalevskii: the genesis, content and reception of his paleontological work // Stud. Hist. Biol. 1978. V. 2. P. 99–166.
- Yang G., Chen J., Sung Z. Genetic regulation of shoot development in *Arabidopsis*: role of the EMF genes // Developm. Biol. 1995. V. 169. P. 421–435.