

О статье Н.К. Кольцова «Проблема прогрессивной эволюции»,
напечатанной в «Биологическом журнале». 1933. Т. II, вып. 4–5. С. 475–500

Я.М. Галл
СПбФ ИИЕТ

В статье, посвященной проблеме прогрессивной эволюции, Н.К. Кольцов широко использовал материал по генетике развития, зоологии беспозвоночных, экологии. Автор стремился не просто обосновать идею о ведущей роли неотении в процессах макроэволюции (прогресс, регресс), но одним из первых начал поиск генетических механизмов и экологических последствий этого сложного явления. Проблему прогрессивной эволюции Н.К. Кольцов начал рассматривать с анализа критериев, подвергнув критике набиравшую силу идею, что степень приспособленности организмов может стать главным критерием эволюционного прогресса. Такой модный абстрактно-экологический взгляд просто отвергался. Любой организм, популяция или вид всегда хорошо приспособлен к той среде, в которой он живет, так как они выживают и оставляют потомство. *«В сущности, в каждый данный исторический момент все виды оказываются в равной степени приспособленными к условиям своего существования, и плазмодий малярии является не менее приспособленным, чем человек и сам комар, в среде которых распределяется его существование».* Рассматривая эволюцию рептилий и млекопитающих, Кольцов мастерски обрисовал экологический сценарий макроэволюции, при этом подчеркнув, что естественный отбор обеспечивает лишь некий минимум приспособленности и помимо адаптивной эволюции широко распространена эволюция нейтральная. Концепцию биологического или экологического прогресса он также ставил под сомнение: *«Некоторые биологи пытаются оценить прогресс количественно как увеличение числа особей и расширение площади их расселения; сужение площади и уменьшение числа особей – признаки регресса. Однако резко бросающееся в глаза явление биологических “волн жизни”, столь часто наблюдаемое среди всех животных и растений и особенно наглядно среди насекомых, которые то появляются в известные годы на огромных пространствах и в несметных количествах, то почти совершенно исчезают, вряд ли имеет прямое отношение к прогрессу или регрессу. И если бы мы захотели оценивать прогресс количеством особей и шириной их распространения, то муравьев и бактерий надо было бы поставить наравне с человеком на одну и ту же самую высшую ступень биологической лестницы. А еще несколько сотен тысяч лет назад в ледниковый период человек, оттесняемый льдами, разбросанный маленькими группами среди суровой природы, мог бы, пожалуй, быть принят за один из регрессивных видов».*

А.В. Яблоков (1968) в монографической статье о прогрессивной эволюции целиком

разделяет оценку Н.К. Кольцовым концепции биологического прогресса. Философ науки Ф. Вукетич полагает, что концепция биологического прогресса относится к области мифологии (Wuketits, 1997). Кольцов обратил внимание, что, анализируя критерии прогрессивной эволюции, исследователь всегда находится в состоянии антропоцентриста, считая человека самым прогрессивным существом. Но для такого взгляда нет ни малейших оснований: *«Очевидно требуется немало усилий, чтобы освободиться от этого ненаучного предрассудка»*. Кольцов внимательно рассмотрел понятия «высшее» и «низшее» в эволюционной биологии с позиции генетики и молекулярной биологии. Для идеального исследования нужно было бы привлечь сравнительную геномику видов, особенности строения их хромосом или их небольших участков и отдельных молекул. Но генетика, тогда еще молодая наука, не могла решать такие задачи, поэтому Кольцов предложил старый критерий прогресса, выражающий морфофизиологическую сложность фенотипа. Тем не менее Кольцов явно прогнозировал, что генетика может быть вовлечена в познание большой эволюции двумя путями: вскрытием механизмов формирования фенотипических новшеств (генетика развития) и изучением эволюции генотипа (генома) самостоятельно от фенотипических преобразований.

Но даже старый критерий однозначно демонстрирует, что не вся эволюция в целом носит прогрессивный характер. В ходе большой эволюции он показывал, что явления регресса имеют место не только как тупиковые линии или короткие фазы в прогрессивной эволюции, на огромном материале по зоологии беспозвоночных. Кольцов уделяет большое внимание анализу взаимосвязи и переходу от прогресса к регрессу и обратно. Второй не менее оригинальный ход его мыслей заключался в том, что явления неотении лежат в основе и прогрессивных, и регрессивных (упрощение организации) событий в эволюции. Для доказательства широкого распространения регресса в эволюции любое упрощение фенотипа Кольцов трактовал как регрессивное. Неотения, сбрасывая конечные признаки или стадии развития, чаще всего ведет к упрощению фенотипа. По этой же причине и регресс всегда основан в какой-то степени на неотении. К явлениям регресса Кольцов отнес все формы паразитизма и неотении, даже аксолотля, у которого выпала конечная стадия развития. *«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»*. Кольцов полагал, что неотения у мексиканского аксолотля появилась как

результат нового гена, подавляющего развитие щитовидной железы, и в конечном счете метаморфоза: *«Возможно, что первым шагом к закреплению неотении у аксолотля или коловоротки явилось возникновение нового гена, например, подавляющего развитие щитовидной железы, в результате чего подавляется и метаморфоз. Но с того момента, когда взрослая стадия исчезла из эмбрионального развития, все гены, определяющие развитие утраченных органов взрослых стадий, становятся не нужными для вида, выходят из-под влияния естественного отбора и с течением времени мало-помалу автоматически выкидываются из гено типа»*. По Кольцову, неотения потому и играла такую большую роль в эволюции и так широко распространена, что может легко возникнуть путем изменения активности одного гена или появления одного гена с множеством взаимодействий и плеiotропных эффектов. Интересно, что к неотении Кольцов отнес все случаи и упрощения онтогенеза, и трансформации органов.

Сосредоточился он на анализе отряда Diptera, так как на дрозофиле уже были известны гомеозисные мутации. Происхождение антенн, хоботковых лопастей и гальтеров объяснялось остановкой в развитии на ранних эмбриональных стадиях и, следовательно, было отнесено к неотении. Но открытые к тому времени гомеозисные мутации (bithorax, aristopedia, tetraptera) уничтожают результаты действия неотении и возвращают органы в предковое состояние (работы К. Бриджеса, Е.И. Балкашиной, Б.Л. Астаурова). Изучая гомеозисные мутации, можно проследить эволюцию группы, поскольку, по словам Кольцова, именно такие мутации выступают в роли «отпирателей неотенических запоров». Почему гомеозисные мутации всегда проявляются в виде уродов и страшных монстров? Кольцов полагает, что причину следует искать в эволюции на уровне генома. Все пять известных к тому времени гомеозисных локусов у дрозофилы располагаются рядом в определенной последовательности на очень коротком участке в третьей хромосоме. Этот блок генов имеет очень древнее происхождение: отряд двукрылых обособился в результате образования одного неотеничного гена, остановившего развитие предкового насекомого на начальной стадии дифференцировки задних крыльев, ротовых частей и антенн. В ходе дальнейшей эволюции сам ген неотении распался на ряд локусов, находящихся в одной связке (как теперь говорят, гомеобоксе), контролирующих «недоразвитие» или неотению. В качестве модели дальнейшей дифференцировки одного базисного гена Кольцов использовал исследования А.С. Серебровского по локусу scute, которые показали возможность возникновения мутаций в разных участках одного гена. Явление ступенчатого аллеломорфизма Серебровского было использовано при объяснении эволюции генома и фенотипической эволюции больших групп животных.

Последовательная связка генов надежнее обеспечивает реализацию нового типа развития, чем один ген. В случае контроля за одним геном обратная мутация может уничтожить онтогенетические и эволюционные новшества. Уроды появляются именно потому, что отдельные, скорее, обратного типа, мутации возникают лишь в одном из гомеозисных локусов и полная необратимость эволюции уже невозможна. *«В настоящее время вместо одного гена неотении мы имеем целый отрезок, на котором сосредоточены гены, задерживающие развитие отдельных органов у мух. Обратные мутации, отмыкающие неотенические запоры, происходят поэтому 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».* В этом коротком отрывке Кольцов сумел выразить целую гамму идей, которые 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 древнюю историю происхождения генов-«дизайнеров», конструирующих новые «архетипы», а Форд и Хаксли предложили концепцию действия генов в современном типе онтогенеза и использовали ее при объяснении эволюции. Таким образом, Кольцов и британцы изучали регуляционные механизмы не только в разных временных интервалах эволюционной истории, но и разные классы самих генов и разные типы генетических сетей. В том же 1933 г. Р. Гольдшмидт, основываясь на работах по гомеозисным мутациям, впервые высказал скандальную идею об обнадеживающих монстрах. Интерпретация Кольцова близка к гольдшмитовской, но выражена более осторожно. Интересно, что изучение гомеозисных мутаций и генов-регуляторов пошло именно по пути, который очертил Кольцов: за последние 15 лет многочисленные исследования привели к открытию роли гомеозисных генов в реализации общего плана строения животных и растений и в регуляции онтогенеза. Однако Б.Л. Астауров еще в 1925 г. описал мутацию tetraptera, вызывающую появление дополнительной пары крыльев за счет трансформации жужелиц (гальтеров). Этот научный интерес он сохранил на всю жизнь, хотя вскоре перешел работать в область генетики тутового шелкопряда. Молекулярные исследования показали, что гены этого типа состоят из высококонсервативной ДНК, длиной в 180 нуклеотидных пар. Они располагаются всегда в кластерах по шесть генов. Эти короткие последовательности присутствуют во всех животных и растениях и выполняют сходную

функцию – кодируют белок, во многом напоминающий репрессорные белки прокариот. Эта группа генов обнаружена и у дрожжей, которые вовлечены в функцию спаривания и действуют как репрессор, контролирующей общий метаболизм. Наличие гомеозисных боксов во всех царствах живого дало право современным эволюционистам говорить об их происхождении от общего предка. Правда, сегодня считают, что боксы появились в результате дубликации первоначального гена и в последующей дивергенции функций в дублицированных блоках, на что указал Бабков, 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. Быстрая эволюция на ранней стадии дубликации связана с усложнением регуляторных сетей у дрожжей. Активность разных дублицированных генов меняется «мозаично», с различной скоростью. Роль дублицированных генов в эволюции исследуется и на белковом уровне, когда появляются протеины с новыми функциями. В ходе эволюции белков при адаптации к лекарствам могут формироваться белки с новыми функциями, и эволюция новых функций идет путем мутаций, которые слабо воздействуют на старую функцию. Уже на самой ранней стадии эволюции белок может приобретать новую функцию без потери «старых». Произошла дивергенция функций без потери «оригинальной» функции. Сегодня изучение активности регуляторных генов, вызывающих неотению, и генов-«дизайнеров» разведены по темам и исследуются разные классы генов. Помимо гомеозисных мутаций, существуют и другие пути изучения неотенических преобразований, когда во взрослом состоянии сохраняются какие-либо ювенильные черты или резко меняются свои скорости роста у животных и растений. Определение времени перехода вегетативного роста в репродуктивный и формирование цветка у арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana*) позволило построить модель регуляции и выявления сети взаимодействующих генов. Обнаружены мутации, прерывающие нормальный ход онтогенеза и приводящие к развитию «плодоносящих» эмбрионов. Хотя роль эпистатических взаимодействий в эволюции широко дискутируется, молекулярные биологи получили конкретную модель для изучения молекулярных основ развития и сетей генов в контексте экологии и теории эволюции. Кольцов же понимал неотению так широко, что практически предсказал все исследовательские пути, которые сейчас реализуются. Более того, вопросы активности генов в онтогенезе и вытекающие отсюда макроэволюционные последствия пронизывают всю статью Кольцова. Он анализировал пути эволюции групп, когда одни гены активируются, 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 трохофоре аннелид, – ведет за собой сначала сильное упрощение только фенотипа, в то время как генотип сохраняет всю свою сложность. При этом большие участки хромосом теряют свою активность, так как не имеют возможности проявиться в эмбриональном развитии в силу исчезновения тех стадий, на которых они обычно проявляются»* (Кольцов). И здесь Кольцов через генетический анализ неотении показал пути перехода от регрессивной эволюции к прогрессивной. Неотения играла огромную роль в эволюции насекомых, и это вело к уходу в «спячку» многих генов. Но уже в существующей неотенической форме может произойти мутация в «спящих» генах, что разбудит мутационный процесс, и группа может проявить расцвет прогрессивной эволюции. По Кольцову, на таких периодических «вспышках» мутационного процесса эволюционировала большая группа беспозвоночных и позвоночных животных. *«У дрозофилы мы устанавливаем действительно довольно большие участки X-хромосомы и почти целиком всю Y-хромосому именно в таком неактивном состоянии. Может быть, такое состояние хромосомного аппарата следует признать доказательством того, что в развитии насекомых большую роль играли неотении. С другой стороны, запас не проявляющихся в развитии генов, которые могут мутировать в гены, проявляющиеся в развитии уже неотенической формы, влечет за собой высокую изменчивость последней и позволяет ей иногда обнаружить в дальнейшем пышный расцвет прогрессивной эволюции. Мы наблюдаем такой расцвет у полипов, коловороток и, вероятно, у первичных костистых рыб, птиц и млекопитающих»* (Кольцов).

В период становления млекопитающих, действительно, в результате вспышки мутационного процесса сформировались большие классы псевдогенов, для некоторых уже обнаружены регуляторные функции. Рассматривая все крупные группы животных, Кольцов продемонстрировал широкое распространение прогрессивных и регрессивных явлений, а также тонкие переходы между ними. Огромный акцент на проблеме регресса позволил Кольцову избавиться от антропоцентризма при интерпретации направлений эволюции и 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»* (Кольцов). Но концепцию Кольцова нельзя назвать регрессивной. Он вообще отрицал предопределенность эволюции: *«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 возможных 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» (Кольцов).

Рассмотрев трудно интерпретируемые явления эволюционного застоя и «живых ископаемых», Кольцов, вероятно, впервые использовал генетический критерий прогрессивной эволюции: формирование устойчивых генотипов с широкой фенотипической лабильностью. Эта тенденция прослеживается и в эволюции неживой природы, поскольку там, как правило, сохраняются неопределенно долго лишь устойчивые соединения. Но проблема формирования «стойкого генотипа» остается открытой, так как существуют и стойкие, и легко мутирующие гены. 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, и это, как правило, связано с летальностью их мутаций характер (гистоны, гены-«архетипы»). «Следов» мутирования таких структурных и регуляторных генов просто не остается в эволюционном процессе. При изучении макроэволюции Кольцов отдельно выделяет взаимодействие экологии и палеонтологии. Синэкологический характер большой эволюции особенно нагляден при анализе эволюции рептилий и млекопитающих. Для этих групп характерна острая конкуренция между травоядными и хищниками, и прогрессивная эволюция шла в них даже в рамках одного типа питания. Травоядные наряду с увеличением размеров приобретали специальные орудия защиты, быстроту бега и стадные инстинкты. Хищники в ответ развивали силу и ловкость движения, могучие зубы и вооруженные лапы. Каков же предел такой прогрессивной эволюции? По Кольцову, его 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» (Кольцов).*

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 и эволюционное становление 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 безусловных рефлексов и инстинктов. Общая характеристика человека у Кольцова 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»*. Кольцов специально остановился на эволюции человека в аспекте неотении: *«Со 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 – генов и вместе с тем перевела в запас большое количество инактивированных генов, обеспечивающих высокую мутабельность человеческого типа»*. У Кольцова нет точной характеристики эволюции человека с позиции прогресса или регресса, но по тону его исследования следует, что человек далек от прогресса, характерного для биологического мира. Кольцов не анализировал геологическую роль человека, но сейчас становится очевидным: появление человека стало настоящей катастрофой, поставившей под угрозу само существование 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 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 или к уничтожению биосферы. О таком «будущем» человечества вполне определенно высказался Ж.Б. Ламарк еще в нач. XIX в.: *«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»*. Такие пророческие слова мог высказать лишь тот, кто 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.

Таким образом, Кольцов весьма удачно описал 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 возможности 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 объединить усилия ученых всех стран и многих специальностей для создания настоящей исследовательской программы по изучению полных круговоротов элементов и соединений в биосфере. Труд Кольцова, основанный на генетике развития и экологии, 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.