

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ФИЛИАЛ
ИНСТИТУТА ИСТОРИИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ
им. С. И. ВАВИЛОВА

ЧАРЛЬЗ
ДАРВИН
И
СОВРЕМЕННАЯ
БИОЛОГИЯ

Труды Международной научной конференции
21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург

Ответственный редактор-составитель Э. И. Колчинский
Редактор-составитель А. А. Федотова



Нестор-История
Санкт-Петербург
2010

УДК \wedge a069.5 \wedge a575.8

ББК 79.102 + 28.02

Ч 20

Президент оргкомитета:
вице-президент РАН, председатель СПб НЦ РАН, академик *Ж. И. Алфёров*

Сопредседатели оргкомитета:
первый проректор по учебной и научной работе СПбГУ,
декан биолого-почвенного факультета СПбГУ профессор *И. А. Горлинский*;
зам. председателя Санкт-Петербургского научного центра РАН, директор
Санкт-Петербургского филиала Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН
академик *С. Г. Инге-Вечтомов*;
директор Санкт-Петербургского филиала Института истории естествознания и техники
им. С. И. Вавилова РАН профессор *Э. И. Колчинский*

Редакционная коллегия:
В. С. Баранов, М. П. Баранов, Н. Е. Берегой, Л. Я. Боркин, Н. П. Весёлкин,
Я. М. Галл, А. В. Говорунов, И. А. Горлинский, Л. А. Джапаридзе, А. К. Дондуа,
С. Г. Инге-Вечтомов, Э. И. Колчинский (отв. ред.-сост.), М. Б. Копащев,
М. В. Лоскутова, А. С. Мамзин, Ю. В. Наточин, А. В. Полевой (отв. секр.),
С. В. Рожнов, А. Ю. Розанов, Э. А. Тропп, А. А. Федотова (ред.-сост.)

Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 09-04-02003-э_д)

Ч 20 **Чарльз Дарвин и современная биология.** Труды Международной научной конференции «Чарльз Дарвин и современная биология» (21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург). — СПб.: Нестор-История, 2010. — 820 с., ил.

ISBN 978-5-98187-622-6

Сборник трудов Международной научной конференции «Чарльз Дарвин и современная биология», состоявшейся 21–23 сентября 2009 г. в Санкт-Петербурге, посвящен 200-летию со дня рождения Ч. Дарвина и 150-летию выхода в свет его знаменитой книги «Происхождение видов». В сборнике рассмотрены теоретические и историко-научные проблемы современной эволюционной биологии, характер и степень влияния идей Ч. Дарвина на развитие науки и общества в XIX–XX веках, а также та ключевая роль, которую эволюционная теория продолжает играть в поисках ответов на новые вызовы XXI века. Каждая статья снабжена русским и английским резюме.

УДК \wedge a069.5 \wedge a575.8

ББК 79.102 + 28.02

ISBN 978-5-98187-622-6



9 785981 876226

© Санкт-Петербургский филиал ИИЕТ РАН, 2010
© Э.И. Колчинский, А.А. Федотова и коллектив авторов, 2010
© Издательство «Нестор-История», 2010

Научное издание

Корректор *Н.В. Стрельникова*
Оригинал-макет *Л.А. Философова, С.В. Кассина*
Дизайн обложки *С.А. Романова*

Издательство «Нестор-История»
197110, СПб., Петрозаводская ул., д. 7
Тел.: (812)235-15-86
e-mail: nestor_historya@list.ru
www.rossica.su

Подписано в печать 25.11.2010. Формат 70x100/16
Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл.-печ. л. 51,25
Тираж 700 экз. Заказ № 1837

Отпечатано в типографии «Нестор-История»
198095, СПб., ул. Розенштейна, д. 21
Тел.: (812)622-01-23

НА ПУТИ К ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ МНОГОКЛЕТОЧНОСТИ

Г. А. Савостьянов

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН
Санкт-Петербург, Россия; gensav@iephb.ru

Дается формализованное описание процедуры разделения труда как важнейшего инварианта прогрессивного развития. Введено понятие элементарной единицы многоклеточности — гистиона, которая возникает в результате такого разделения и представляет собой до сих пор упускаемый из виду самостоятельный уровень биологической организации. Предлагается теория прогрессивного развития на основе разделения труда, позволяющая вычислять состав и структуру множества гистионов и строить их модели. Показано, что развитие этих единиц подчиняется периодическому закону, а их классификация имеет вид периодической таблицы, параметры которой имеют биологический смысл и пригодны для измерения прогрессивного развития. Полученные результаты составляют основу номогенетической теории прогрессивного развития многоклеточных организмов.

Ключевые слова: разделение труда, прогрессивное развитие, инвариант, многоклеточность, элементарные единицы многоклеточности, гистионы, моделирование, естественная система, периодическая таблица, номогенез.

Введение

В настоящее время проблемы исторического и индивидуального развития многоклеточных организмов формулируются только в содержательных терминах и понятиях. Без генов и генных сетей, мутаций и рекомбинаций или без описания анатомических деталей (т. е. материальной составляющей организма) описание данных проблем для многих ученых просто невысказуемо. Ориентация на материал уводит от рассмотрения главных вопросов прогрессивного развития и тормозит разработку теории, которая позволяла бы прогнозировать и измерять его.

Для выделения главных вопросов неоднократно проводилось сопоставление развития систем различной природы: биологических, социальных, технических и т. д. (см. напр.: Завадский, 1970; Наточин, Меньшуткин, 1993; и др.). Такое сопоставление позволило установить, что одним из главных инвариантов развития является специализация и интеграция элементов, или разделение труда между ними. Уже давно отмечается необходимость формализованного описания такого разделения на примере развития идеализированной системы (Gibbs, 2003). Однако до сих пор формализованного языка и идеализированных моделей для описания разделения труда не разработано, нет также и параметров для его измерения и количественной оценки.

В данной работе приводятся элементы формализованного языка для описания разделения труда в идеализированном Metazoa (Савостьянов, 2005) и показывается, что прогрессивное развитие можно прогнозировать и измерять.

Элементы формализованного языка для описания разделения труда

Основные понятия и определения

Всякое разделение труда предполагает наличие его перечня, а также набора исполнителей. Эти понятия и будут для нас исходными.

Перечень труда — это набор функций, обеспечивающих существование организма (скажем, защита, питание, раздражимость, подвижность, размножение и т. д.). В дальнейшем будем задавать этот перечень формально как набор $L \ni \langle a, b, c, d, e \dots \rangle$, где $a-e$ — это вышеперечисленные функции.

Исполнителями функций в нашем случае являются клетки, которые мы будем обозначать кружками. Клетка, выполняющая полный набор функций, является одноклеточным **организмом**, неполный набор — **специализированной клеткой**. Специализированные клетки, дающие в совокупности полный набор функций, назовем **комплементарными**.

Исходный организм. Примем за точку отсчета одноклеточный моноэнергидный организм, отправляющий набор всех функций только для себя в исходном режиме автономного выполнения (РАВ). Порции функций, выполняемых таким организмом в жизненном цикле, будем считать элементарными и обозначать строчными буквами при кружках (рис. 1, организм № 0 в нулевом столбце и строке). Тогда $L \ni \langle a, b, c, d, e \rangle$ — это набор элементарных функций.

Последовательность вовлечения функций в разделение может быть различной. Будем считать, что в процедуру разделения функции вовлекаются постепенно в вышеприведенном порядке.

Элементарные акты развития. Разделение функций происходит с помощью элементарных актов трех видов.

Акт первого вида заключается в принятии решения по каждой функции о необходимости ее специализации. Формально такой акт состоит в переводе избранной функции из РАВ в режим, допускающий специализацию (РДС). Запишем это как РАВ \rightarrow РДС. Обозначим функции в этом режиме прописными буквами при кружках (рис. 1, организмы нулевого столбца, находящиеся в строках № 1–5). Поскольку такие акты создают лишь потенции к развитию, их (акты) можно соотнести с ароморфозами в филогенезе или детерминациями в онтогенезе. Число функций, по которым принято решение о разделении (переведенных в РДС), является важным параметром организма. Оно соответствует номеру строк и будет обозначаться буквой *m*.

Система запоминания актов развития первого вида. Последовательность вовлечения функций в такое развитие обозначается цифрами над соответствующими прописными буквами и фиксируется в памяти организма. Например, организм с $m = 1$ на рис. 1 осуществил один акт развития, что обозначено единицей над прописной буквой. Перевод в РДС каждой последующей функции записывается аналогичным образом, при этом всем ранее переведенным в этот режим функциям также добавляется по единице (рис. 1, организмы нулевого столбца с $m = 1-5$). Такая система записи актов развития позволяет определять их число для каждой функции (т. е. помнить ее «филогенетический возраст») и ранжировать функции по этому признаку. Назовем число актов развития каждой функции ее **приоритетным номером**, или — числом потенций.

Важным свойством приоритетных номеров является их аддитивность. Благодаря ей можно определять общее число S приоритетных номеров (и, соответственно, потенций) по всем функциям: оно складывается из приоритетных номеров отдельных функций. Очевидно, что число S представляет собой сумму членов арифметической прогрессии с разностью в единицу, которая в нашем случае имеет следующий вид:

$$S = \frac{(1+m)m}{2},$$

где m — число функций в РДС; это же число служит приоритетным номером самой древней функции, оно же является последним членом прогрессии.

Второй вид актов развития заключается в реализации приобретенных потенций путем клеточной специализации. Это достигается переводом функций (начиная с древнейшей) из РДС в режим осуществленной специализации (РОС). Запишем это как РДС → РОС. Функции в РОС обозначаются прописными буквами в кружках. В результате специализации клетка утрачивает статус организма и становится все более узким и производительным специалистом. Число функций, подвергшихся специализации (переведенных в РОС), является вторым важным параметром организма. Оно соответствует номерам столбцов таблицы и будет обозначаться буквой n .

Акт развития третьего вида — интеграция и возникновение гистионов. Поскольку специализированные клетки самостоятельно существовать уже не могут, они объединяются с комплементарными партнерами для обмена результатами труда. Назовем такое объединение интеграцией. Формально оно обозначается стрелками или отрезками между кружками. Пример специализации и интеграции показан в нижней строке рис. 1 на примере развития организма с $m = 5$. В реальности это объединение может осуществляться путем метаболической кооперации, обмена услугами, а также с помощью других клеточных взаимодействий.

Процессы специализации и интеграции являются реализацией приобретенных в первом акте потенций и потому могут сопоставляться с идиоадаптацией. Возникающие в ее результате клеточные группы представляют собой элементарные единицы многоклеточности — гистионы. Очевидно, что число клеток в них совпадает с величиной n и может находиться экспериментально. Отметим, что увеличение числа специализированных клеток гистиона при постоянстве суммы приоритетных номеров в рамках каждой строки приводит к тому, что номеров на всех не хватает, и часть функций у вновь возникающих клеток оказывается с нулями.

Алгоритм развития

Последовательность осуществления описанных актов развития регламентируется тремя правилами:

1. Правило постепенности: функции в процесс разделения вовлекаются по одной.
2. Правило повторяемости: последовательность специализаций функций повторяет последовательность их ароморфозов.
3. Правило чередования актов развития: ароморфоз по каждой последующей функции происходит только после осуществления всех идиоадаптаций, ставших возможными в результате предыдущего ароморфоза.

Этот алгоритм характерен для самого медленного и последовательного варианта развития реальных организмов (типа анаболии). Отметим, что можно формулировать и более быстрые алгоритмы развития с неполным перебором вариантов.

Постулаты, регламентирующие развитие гистионов и их структуру

Начнем с простейшего случая, когда все клетки нашего организма существуют в одинаковых условиях среды и к ним предъявляются одинаковые требования.

Сформулируем для этих условий наиболее полный и жесткий набор ограничений, модификация и смягчение которого сможет дать варианты гистионов, способных развиваться в различных условиях.

1. Исходными для развития являются элементарные одноклеточные моноэнергидные организмы.

2. В процессе развития качественный состав и целостность набора функций L остается неизменным.

3. Обеспеченность всех клеток организма полным набором функций L сохраняется, меняются лишь способы такой обеспеченности: путем автономного выполнения функций или интеграции клеток с комплементарными партнерами.

4. Общее число функций, выполняемых каждой клеткой, остается постоянным.

5. Все специализированные клетки обеспечивают по равному числу партнеров и тем самым вносят равный вклад в выживание гистиона.

6. Каждая клетка может специализироваться на выполнение только одной какой-либо функции.

7. Все режимы функций в специализированных клетках технологически совместимы и могут свободно комбинироваться.

8. Интеграция происходит только с обоюдной выгодой (мутуализм).

9. Клетки интегрируются без посредников по принципу «ты мне, я тебе».

10. Все клетки организма имеют общее происхождение, то есть являются потомками одного общего предка (в многоклеточном организме — зиготы).

Эти правила дают некоторое представление о том, какой характер могут иметь законы, регламентирующие развитие реальных организмов. Рассмотрим теперь, что дает проведенная формализация.

Результаты прогрессивного развития гистионов

Рост общей энергидности E гистиона — главный результат разделения труда

Энергидность организма складывается из энергидностей всех его клеток. В общем виде величина E зависит от числа специализированных клеток следующим образом:

$$E = n^2.$$

Как видно, с ростом числа клеток гистиона его энергидность растет сильно возрастающими темпами. Смысл этой энергидности состоит в том, что она показывает, насколько выросло общее число элементарных функций в РОС у гистиона по сравнению с моноэнергидным исходным организмом. Именно рост энергидности организма и есть тот выигрыш, ради которого осуществляется разделение труда и который составляет основу биотехнического прогресса.

Мера прогрессивного развития гистиона с параметрами m и n

Отсутствие такой меры, как важный пробел теории развития подчеркивал Н. В. Тимофеев-Ресовский (1984). Мы в качестве такой меры предлагаем общее число N актов развития, которое складывается из числа всех приоритетных номеров

функций в РДС и числа n функций, переведенных в РОС. В общем виде число N можно записать следующим образом:

$$N = \frac{(1+m)m}{2} + n, \text{ или } N = S + n,$$

где N — общее число актов развития гистиона,

m — число функций в РДС, или приоритетный номер самой древней функции,

n — число специализированных клеток гистиона (экспериментально определяемый параметр).

С помощью этого уравнения можно легко находить общее число N актов развития для любого по величине перечня функций. Это число указывается номером ячейки таблицы (рис. 1) и записывается в ее верхнем левом углу.

Периодическая таблица гистионов

Найденные параметры гистионов позволили обнаружить, что их развитие подчиняется **периодическому закону**, согласно которому **с монотонным возрастанием общего числа актов развития структура гистионов периодически повторяется**. Группируя гистионы в строки с одинаковым числом функций в РДС, а в столбцы — с одинаковым числом функций в РОС (или, что то же самое, с одинаковым числом специализированных клеток), мы получаем возможность представить множество возникающих вариантов гистионов в виде двухмерной **периодической** таблицы (рис. 1). Но если в принятом алгоритме модифицировать второе правило и принять инвертированный или другой порядок специализаций (в результате перераспределения между клетками приоритетных номеров), то это приводит к варьированию состава гистионов. Например, гистион, находящийся в ячейке № 3 периодической таблицы, сможет принимать состав АВ, АС и ВС. Такие гистионы с точностью до изоморфизма сохраняют исходную структуру и поэтому остаются в той же ячейке таблицы, которая становится трехмерной. В общем виде число H возможных изотопов для каждой ячейки таблицы можно записать следующим образом:

$$H = C_m^n,$$

то есть это число равно числу сочетаний из m по n , где m — номер строки и n — номер столбца. Число изотопов указано в правом нижнем углу ячеек.

Возникновение стволовости как неизбежный результат разделения труда

Важным новым результатом, следующим из таблицы, является объяснение причины разделения клеток гистионов на стволовые и специализированные. Убедимся в этом. Каждая строка таблицы начинается с неспециализированного одноклеточного гистиона, обладающего всеми приоритетными номерами и находящегося в нулевом столбце. Такие гистионы соответствуют неспециализированным предкам в филогенезе и зиготам в онтогенезе. Как уже отмечалось, начиная со стадии двухклеточности, доля клеток с приоритетными номерами прогрессивно убывает, а с нулями — возрастает. Последние клетки не обладают генеративными

потенциями и являются рабочими, тогда как клетки с ненулевыми функциями являются стволовыми.






















NN Строк	NN столбцов					
	0	1	2	3	4	5
0						
1						
2						
3						
4						
5						

Рис. 1. Периодическая таблица гистионов с различными вариантами разделения функций между клетками

Общая оценка периодической таблицы гистионов и ее сопоставление с биологической реальностью

Построенная таблица хорошо отражает общие тенденции развития. Так, и для таблицы, и для реального развития организмов характерно наличие неспециализированных предков или стволовых клеток (соответствуют гистионам нулевого столбца), дающих полифилетическое начало всем главным стволам жизни. В рамках каждой строки гистионы рождаются, достигают расцвета и умирают. Это придает их развитию цикличность, а в рамках циклов — направленность, параллелизм и конечность с вымиранием специализированных членов. Изменения набора функций в РДС у гистиона в нулевом столбце можно сопоставить с архаллаксисами, изменения последовательности специализаций — с преадаптациями и неотениями. Кроме того,

благодаря трехмерности таблица отражает возможность таких траекторий развития, которые можно сопоставить с девиациями и ценогенезами. Таблица предусматривает также переходы от диахронии к синхронии, от неполночленных гистионов к полночленным, что также характерно для реальности. Наконец, в рамках каждой строки развитие гистионов характеризуются мозаичностью, поскольку их функции выполняются в различных режимах и, таким образом, характеризуются сочетанием прогрессивных и архаичных черт. При этом специализация клеток по древним функциям идет постепенно, тогда как по новым — скачками. Такие же свойства характерны для исторического развития и реальных особей, а также видов и более крупных таксонов.

Заключение

Итак, данная таблица вытекает из самой сути главного инварианта развития — процедуры разделения труда — и не связана с физиологией и генетикой. Нахождение меры развития и объяснение причин возникновения стволовости стало возможным лишь благодаря формальному подходу к описанию этой процедуры. Отсюда можно заключить, что измеримость развития и стволовость должна быть присуща всякой системе, развивающейся на основе разделения труда. Расположение гистионов в таблице в общем случае не отражает генеалогию, а их соседство вовсе не говорит о родстве. Она указывает лишь пространство логических возможностей. При этом траектории развития и последовательность возникновения гистионов могут быть различными. Основные параметры таблицы (номера строк и столбцов) экспериментально определяемы, а остальные (приоритетные и порядковые номера) легко вычислимы и пригодны для количественного измерения прогрессивного развития. Это выгодно отличает таблицу гистионов от других вариантов периодических таблиц (о них см.: Попов, 2008). Параметры таблицы можно рекомендовать для построения естественных систем и реальных организмов, а также оценки степени их развития. В заключение отметим, что если смягчить жесткость принятых постулатов, то многообразие структур гистионов значительно возрастает и возникают уже нетабличные их варианты (Савостьянов, 2005). Ясно, что разнообразие возможных траекторий развития при этом также существенно увеличивается.

Подчеркнем, что гистионы — не пустая абстракция. Они представляют собой новый, до сих пор упускаемый из виду уровень биологической организации, лежащий между уровнями клеток и тканей. Как было нами недавно показано, они служат моделями пространственной организации дробления, а также являются элементарными морфофункциональными единицами тканей, которые следует рассматривать как полимеризованные гистионы (Савостьянов, 2005). Дальнейший анализ возникновения и развития гистионов, а также их полимеризации с формированием клеточных сетей открывает перспективу разработки номогенетической теории прогрессивного развития реальных организмов и нахождения параметров для его измерения.

Литература

Завадский К. М. К проблеме прогресса живых и технических систем // Теоретические вопросы прогрессивного развития живой природы и техники : мат-лы симпозиума / под ред. К. М. Завадского, Ю. С. Мелешенко. Л. : Наука, 1970. С. 5–28.

- Наточин Ю. В., Меньшуткин В. В.* Проблемы эволюции функций в физиологии, экологии и технике // Журнал эволюционной физиологии и биохимии. 1993. № 4. С. 434–446.
- Попов И. Ю.* Периодические системы и периодический закон в биологии. СПб. ; М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 223 с.
- Савостьянов Г. А.* Основы структурной гистологии. Пространственная организация эпителиев. СПб. : Наука, 2005. 375 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В.* Генетика, эволюция и теоретическая биология // Кибернетика живого: Биология и информация. М. : Наука, 1984. С. 18–24.
- Gibbs J. P.* A Formal Restatement of Durkheim's "Division of Labor" Theory // Sociological Theory. 2003. Vol. 21. № 2. P. 103–127.

Towards the Theoretical Biology of Multicellularity Development

G. A. Savostyanov

Sechenov Institute of Evolutionary Physiology & Biochemistry RAS
St. Petersburg, Russia: gensav@iephb.ru

Multicellularity arises from the division of labour between cells which is a key invariant of the progressive development. The formalized description of the division is proposed here. We introduce the new elementary unit of multicellularity, histiones, resulting from such a division and corresponding to an independent level of organization unknown thus far. Based on the proposed theory, both composition and structure of the multitude of the histiones can be calculated. We demonstrate that the development of these units obeys the periodical law while their classification can be presented as a periodical table. The parameters of the table allow to estimate the degree of the progressive development. The results reported here provide the basis for the prognostic nomogenetical theory of evolution.

Keywords: multicellularity, elementary units of multicellularity, histiones, division of labour, invariant, progressive development, simulation, periodical law, nomogenesis.