

УДК 575.826

РАСНИЦЫН А. П.

ИНАДАПТАЦИЯ И ЭВАДАПТАЦИЯ

Предложена гипотеза, согласно которой многие трудности современного селекционизма связаны с недоучетом комплексной природы адаптации, представляющей собой компромисс между требованиями предельной оптимизации всех адаптивных функций. В рамках гипотезы однажды достигнутый адаптивный компромисс не может быть изменен без временной потери приспособленности, и эволюционный процесс складывается в три этапа: инадаптация (одностороннее изменение в условиях одностороннего отбора) — эвадаптация (доведение организации до всесторонне приспособленной при соответствующем изменении отбора) — стазис (длительное устойчивое существование).

Значение работ В. О. Ковалевского для развития дарвинизма хорошо известно. Однако одно из введенных им понятий, инадаптация, хотя и отнюдь не забыто (см., например, [12]), но, на мой взгляд, недостаточно оценено. Но прежде чем говорить об этом, нужно уточнить само понятие инадаптации, поскольку и у Ковалевского, и у последующих авторов его трактовка была несколько противоречивой.

Ковалевский [3] называл инадаптацией простое изменение, при котором отношения между изменяющимися и связанными с ними структурами не менялись, и изменение не было подкреплено и поддержано соответствующими изменениями общей организации животного, т. е. было односторонним.

Ковалевский довольно резко противопоставлял инадаптацию тому, что он называл сложным, т. е. более глубоким, гармоничным изменением, считая инадаптивные изменения неадаптивными (откуда и название). Это мнение об инадаптации поддерживалось и позже [1, с. 44–45 и др.], однако согласиться с ним трудно, по крайней мере в рамках современной терминологии, так как во всех примерах инадаптивные изменения — это несомненные приспособления, только односторонние («ошибочно направленные приспособления» по Абелю [13]). Инадаптация, следовательно, не антитеза адаптации, а только ее форма. Трудно согласиться и с резким разграничением инадаптации и ее антитезы, которую я буду называть эвадаптацией¹. Действительно, в случае, разобранном Ковалевским, инадаптивные группы копытных испытали бурный расцвет в палеогене, а в неогене были вытеснены эвадаптивными группами, которые в палеогеновой фауне занимали подчиненное положение. Но если бы Ковалевский знал только палеогеновых копытных, он едва ли смог бы опознать их инадаптивность. Очевидно, явления инадаптации и эвадаптации опознаются только в прямом сравнении (подобно размеру предмета — большой он или маленький), и эволюционное изменение, инадаптивное в сравнении с каким-то другим, по отношению к третьему может оказаться эвадаптивным. Не исключено также, что знания одной морфологии, даже детального, недостаточно, чтобы различать инадаптацию и эвадаптацию, что инадаптивность или эвадаптивность организации должна быть еще

¹ Отказавшись впоследствии от понимания инадаптации как антитезы адаптации, Л. Ш. Давиташвили [2, с. 203] ввел для нее новое название «канольбоморфоз», а для того, что я называю эвадаптацией, — термин «ольбоморфоз». Эти термины не прижились, вероятно, по причине их громоздкости, поэтому я и вынужден, сохранив название инадаптация, предложить соответствующий новый термин для ее антитезы.

подтверждена ее эволюционной судьбой, как у копытных, изученных Ковалевским.

Теперь вернемся к роли инадаптации в эволюции. Мне эта роль кажется столь важной, что я рискнул бы даже объяснить ее недооценкой существование некоторых трудностей современного селекционизма, в частности то, что из общепринятых теорий отнюдь не следуют едва ли не самые очевидные особенности эволюции — ее неравномерность и весьма ограниченная предсказуемость. Не случайно антиселекционисты (см., например, [4]) так упорно напоминают нам, что между характером адаптации и условиями, в которых она протекала, нет надежной корреляции. В умеренно сходных условиях нередко возникают весьма сходные приспособления (уроподы девонских раков были недавно описаны как крылья насекомых, см. [7]), а в более сходных условиях могут возникать адаптации, различающиеся по глубине или по направлению. Известно, сколь совершенны приспособления орхидей к перекрестному опылению насекомыми, тогда как другие растения довольствуются гораздо более поверхностными адаптациями и процветают не хуже, а порой лучше их. Другой пример. Мы знаем много вторичноводных позвоночных. Одни из них сильно изменились и приобрели совершенную рыбообразную форму тела (киты и ихтиозавры), другие изменились в том же направлении, но гораздо менее глубоко (например, крокодилы), третий же эволюционировали в другом направлении, развивая парные конечности как главные движители (плиозавры). Наверное, для каждого такого случая можно подыскать свое объяснение, но это будет объяснение *ad hoc*, то есть приспособленное к данному конкретному случаю и потому имеющее лишь ограниченное познавательное значение.

Чтобы понять, почему эволюция столь мало предсказуема, обратим внимание на еще одну трудную группу фактов. Хорошо известно, что теория микрэволюции, фундамент современного селекционизма, предсказывает более высокую скорость эволюции для тех групп, где быстрее идет смена поколений, больше плодовитость и больше размер популяции, и медленную эволюцию групп, где ситуация противоположна. Палеонтология же свидетельствует, что быстрее всего эволюционируют млекопитающие, одноклеточные же, для которых микрэволюционные закономерности предсказывают наиболее быструю эволюцию, обычно эволюционируют очень медленно. А, скажем, среди моллюсков быстрее всего эволюционировала едва ли не самая сложно организованная группа, мезозойские аммониты, а отнюдь не гастроподы и двустворки с их часто колоссальной плодовитостью. При этом едва ли есть смысл обсуждать предположение, что давление отбора на млекопитающих в общем больше, чем на одноклеточных. Элиминация в целом более или менее пропорциональна скорости размножения («закон Бекетова», цит. по [10]), и если она не вызывает эволюционных изменений, значит нечего избирать, нет перспективных изменений. Конечно, можно сказать, что здесь нет отбора, но не менее содержательно — что отбор не эффективен, в чем, как мы увидим, и заключается суть дела.

Палеонтологические данные в целом достаточно надежны, но и микрэволюционные закономерности установлены надежно и не дают оснований сомневаться в реальности тех ограничений скорости эволюции, о которых было сказано. Объяснить возникшее противоречие можно, по-видимому, только предположив, что реально эволюция каким-то образом заторможена, и скорости, на которых проявляются микрэволюционные ограничения, обычно просто не достигаются. Но предположение, что эволюция заторможена, противоречит всей идеологии современного селекционизма. Зато она согласуется с утверждением одного из вождей селекционизма, Э. Майра, однажды написавшего, что «эпигенотип вида, его система корреляций и обратных связей, часто столь хорошо интегрирована, что с поразительным упорством противостоит изменениям» [5, с. 353]. А упорство это таково, что некоторые виды могут оставаться морфологически стабильными в течение десятков или даже сотен миллионов лет. Сейчас известно полтора десятка видов насекомых и клещей в эоценовом балтий-

ском янтаре, морфологически неотличимых от современных (наши данные), и один вид триасового щитня, не отличимый от *Triops cancriformis* (Schäffer) [14]. Дело, по-видимому, в том, что сложная организация живого существа представляет собой тонко сбалансированный компромисс между противоречивыми требованиями оптимизации различных структур и функций. Понятно, что млекопитающее не может одновременно бегать как газель и плавать как дельфин — либо то, либо другое, либо немногого бегать и немного плавать, как выдра. И так по всем многочисленным адаптивным функциям. Не удивительно, что в сложной, пронизанной корреляциями и взаимодействиями системе трудно улучшить какой-нибудь параметр, не задев другие и не повредив общей жизнеспособности. Это примерно то же самое, что в автомашине на ходу сменить свечу, а то и двигатель. Селекционерам и экспериментаторам хорошо известно, что отбор по любому признаку начинает быстро сказываться на общей жизнеспособности.

Но как же тогда происходят изменения? Обратимся к нескольким наиболее понятным случаям быстрой эволюции. Такова, например, эволюция в островных условиях, когда иммиграント с материка, попав в тепличные условия недоношенных ценозов и ослабленной конкуренции, быстро изменяется и порой приобретает весьма экстравагантные признаки, но при этом теряет свою конкурентоспособность по сравнению с материковыми формами [11]. Противоположный пример — изменения в жестких условиях, как в классических опытах Шапошникова [9, 10], где для тли, пересаженной на малопригодное кормовое растение, все жизненные потребности отошли на задний план перед одной — любым способом, ценой каких угодно потерь научиться питаться этим растением.

При всем различии этих двух ситуаций мы видим нечто общее — в обоих случаях приспособление оказывается односторонним, то есть неглубоким, инадаптивным. Создается впечатление, что сбалансированный адаптивный компромисс можно преодолеть и изменить только самым легким, самым простым инадаптивным способом. Но инадаптация мало перспективна. При усилении конкуренции и восстановлении всестороннего селективного контроля инадаптивные группы обречены на вымирание, если только не сумеют дополнительно измениться в эвадаптивном направлении, то есть развить дополнительные адаптации, делающие первоначальное изменение гармоничным. Вероятность этого, конечно, очень невелика, но природа ставит эксперименты такого рода в больших повторностях. Если единовременно существует, как ныне, не менее миллиона видов и каждый из них представлен многими популяциями, едва ли будет очень большим преувеличением сказать, что ежегодно миллионы популяций оказываются на краю гибели и действительно вымирают. Если хотя бы единицы из них сумеют измениться должным образом, то мы будем иметь заметное число устойчивых новых видов в год, а за сотни миллионов лет эволюции — миллиарды таксонов разного ранга. Цифры, конечно, не надо принимать всерьез, они мало обоснованы, но нужно учитывать, что этот процесс саморегулирующийся: если какое-то время он будет неэффективен, много видов вымрет и мало появится, арена жизни несколько освободится, конкуренция ослабнет, и более широкий круг изменений окажется устойчивым. Поэтому предполагаемый механизм эволюции, включающий первоначальное устойчивое состояние (стазис), затем изменение в две фазы — инадаптивную и эвадаптивную, и новый стазис, обеспечивает надежность эволюционного процесса в целом. Однако в каждом отдельном случае, для каждой филетической линии необходимость преодолеть труднопреодолимые барьеры между стазисом и инадаптацией и между последней и эвадаптацией делает переход от одного стазиса к другому маловероятным, почти непредсказуемым. Тем более трудно предсказуемыми оказываются те конкретные адаптации, которые делают возможными конкретные удачные переходы.

Итак, мы получили, наконец, ответ на поставленный вопрос: эволюция действительно должна быть плохо предсказуемым процессом. Но параллельно мы получили ответы и на ряд других вопросов. Прежде всего из

сказанного ясно, что постулируемый механизм обеспечивает неравномерность эволюции. Неравномерность, дискретность эволюционного процесса, в свою очередь, ведет к дискретности органического многообразия, к существованию разрывов, гиатусов между таксонами, причем не только между гетерогамными видами, но и между агамыми видами, и между старшими таксонами. Эта дискретность хорошо известна систематикам, и хотя есть исключения, есть немало трудных случаев, но на то есть свои причины, обсуждение которых заняло бы слишком много времени, а распространенность этих исключений преувеличена в связи с их значением и вызванными ими практическими трудностями. Альтернативные же объяснения дискретности таксонов и прежде всего объяснение конкуренцией либо неубедительно, либо не альтернативно. Если рассуждать прямолинейно — почему такая преуспевающая группа, как жуки, с их сотнями семейств и более чем 300 000 только современных видов ни разу не вышли за рамки организации типичного жука, либо его личинки или куколки? Помимо веерокрылых, добившихся ограниченного успеха в нише паразитических мух, исключение составляют лишь стафилиниды, реализовавшие жизненную форму уховертки, но это исключение подтверждает правило, потому что уховертки тоже произошли от «жука», только на другой основе [8]. Неужели все места так прочно заняты? Но тогда не могли бы возникнуть ни стафилины, ни жукообразные клопы, мухи и т. п. Если же рассуждать более тонко, предполагая, что жук, вышедший за пределы «жучьей» организации, будет не просто вытеснен каким-то очень похожим, уже существующим конкурентом, а не сможет надежно противостоять всему комплексу условий, то это окажется только иной формулировкой принципа адаптивного компромисса.

Еще одно следствие. Если мы примем резонное утверждение, что каждый таксон — это своя экологическая ниша [11], то возникновение нового таксона, особенно более высокого ранга, будет до некоторой степени аналогично проникновению на мало заселенные острова. Тогда следовало бы ожидать, во-первых, бурной дивергентной эволюции на ранних этапах существования таксона. Это — тривиальный факт для любого палеонтолога. Во-вторых, большинство ранних ветвей должны быть инадаптивными и, следовательно, короткоживущими. Это тоже тривиально для палеонтолога. В-третьих, инадаптивность ранних членов таксона должна вести к тому, что они даже на низших таксономических уровнях будут резко различаться между собой, порой по признакам, которые позже будут характеризовать таксоны гораздо более высокого ранга. Но это — формулировка известного закона архаического многообразия [6].

Еще один вывод следует непосредственно из природы инадаптации и эвадаптации. Если один и тот же признак, достигнутый в ходе ин- и эвадаптации, означает совершенно различное по объему и глубине эволюционное изменение, то ясно, что мерить скорость эволюции признаками бесполезно. Ее можно мерить только таксонами, поскольку систематика учитывает этот факт, хотя и очень несовершенно и субъективно. Недаром еще Линней писал, что не признак определяет род, а род определяет признак, и поныне никто не придает островным и прочим монстрам эволюции высокого таксономического ранга.

Подводя итоги, я хотел бы подчеркнуть, что в рамках селекционизма возможно преодоление многих, а я верю, что всех трудностей в объяснении эволюции. Однако для этого необходимо расширить наше поле зрения за те горизонты, которые очерчивает микроэволюционная теория с ее однозначным соответствием между отбором и реакцией популяции, теория, оперирующая интенсивностью отбора, но не его эффективностью. Расширяя поле зрения селекционизма, нужно охватить им, вероятно, в числе других недоучитываемых факторов, и концепцию адаптивного компромисса со следующим из нее эволюционным механизмом, который, в свою очередь, опирается на тандем инадаптация — эвадаптация.

ЛИТЕРАТУРА

1. Давиташвили Л. Ш. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 263 с.
2. Давиташвили Л. Ш. Учение об эволюции и прогрессе (теория ароморфоза). Тбилиси: Мецнериба, 1972. 324 с.
3. Ковалевский В. О. Собрание научных трудов. Т. 3. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 350 с.
4. Любичев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 280 с.
5. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
6. Мамкаев Ю. В. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола.— Журн. общ. биологии, 1968, т. 29, № 1, с. 48–56.
7. Родендорф Б. Б. Девонские эоптериды – не насекомые, а ракообразные Eumalacostraca.— Энтомол. обозрение, 1972, т. 51, № 1, с. 96–97.
8. Родендорф Б. Б., Расницын А. П. (ред.) Историческое развитие класса насекомых.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1980, т. 175. 269 с.
9. Шапошников Г. Х. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphidinea).— Энтомол. обозрение, 1965, т. 44, № 1, с. 3–25.
10. Шапошников Г. Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида.— Энтомол. обозрение, 1966, т. 45, № 1, с. 3–35.
11. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
12. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.
13. Abel O. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena, 1929. 423 S.
14. Tash P. Branchiopoda.— In: Treatise on invertebrate paleontology, Pt B, Arthropoda 4. Geol. Soc. Amer.— Univ. Kansas Press, 1969, v. 1, p. 128–191.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
27.VI.1984