

УДК 561:575.8

*Проект описания эволюции
сообщества в реанимации!*

А. П. РАСНИЦЫН

ФИТОСПРЕДИНГ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ СЕЛЕКЦИОНИСТА

Предложено селекционистское объяснение явлению фитоспрединга, т. е. возникновению таксонов высокого ранга у высших растений в экваториальной (безморозной) зоне с последующим их «растеканием» на север и на юг (Мейен, 1987).

В своей, как всегда, интереснейшей, но, увы, уже одной из последних статей С. В. Мейен (1987) показал, что наиболее важные события филогенеза высших растений, именно возникновения таксонов высокого ранга (от семейства и выше), происходили почти исключительно на территории экваториальной зоны, понимаемой как область распространения безморозного климата. При потеплениях эти новые группы выселялись на север и на юг и здесь частью натурализовались с минимальными изменениями, частью же вымирали при последующих похолоданиях. В результате происходило постепенное «растекание» экваториальной флоры — фитоспрединг, названный так по аналогии со спредингом, — растеканием океанического дна в стороны от срединно-океанического хребта.

Несмотря на наличие некоторых спорных моментов (в отношении покрытосеменных С. В. Мейен, очевидно, опирается на аптскую датировку их древнейших находок в Забайкалье, предложенную В. А. Вахрамеевым и И. З. Котовой (1977), вопреки типично неокомскому облику остальных ископаемых)¹, фитоспрединг и происхождение основной массы групп высших растений (а вероятно, и не только их) в пределах безморозной зоны весьма правдоподобны. В этом дополнительно убеждает совместимость модели фитоспрединга с другими моделями. С. В. Мейен протягивает свою экваториальную зону далеко в субтропики и нередко обнаруживает повышенную эволюционную активность именно на ее периферии, что согласуется с представлениями С. М. Разумовского (1971) и В. В. Жерихина (1978) о возникновении в субтропиках (в понимании Разумовского) большинства таксонов высокого ранга у покрытосеменных растений и насекомых.

Важный сам по себе вывод о том, где «куются» таксоны высокого ранга у высших растений, С. В. Мейен использует как отправную точку для анализа более общих проблем эволюционизма, поскольку причины размещения эволюционной «кузницы» в границах безморозной зоны действительно не очевидны. Он логично отвергает ряд предлагавшихся объяснений (за счет сложности биотической среды, напряженности конкуренции и т. п.) как циркулярные, использующие для объяснения то, что как раз следует доказать, и останавливается на единственном факторе, прямо зависящем от климата — на абиотической составляющей естественного отбора. Предполагается, в частности, что ослабление абиотической составляющей снижает общее давление отбора, который в результате порой попустительствует адаптивно сомнительным инновациям, отмечаящим первые шаги становления эволюционно перспективных групп. Собственно пафос обсуждаемой статьи и направлен против «тотального адаптационизма», приписывающего любому таксономическому признаку прямой адаптивный смысл, а любому таксону — свойство самостоятельного адаптивного типа. Однако предлагаемая С. В. Мейеном альтернатива тоже не безупречна.

¹ Неоком и апт — первые две из трех крупных частей раннемеловой эпохи.

Дело прежде всего в том, что понятие давления отбора чаще всего используется некорректно (Расницын, 1987). Отбор (если это именно отбор, а не просто элиминация) действует только тогда и постольку, когда и поскольку существуют адаптивно неравноценные наследуемые варианты организации. В этом случае вытеснение менее адаптивного варианта более адаптивным предопределено самим их наличием (с естественными ограничениями, накладываемыми стохастикой генетики популяций) и происходит со скоростью, соответствующей разнице в адаптивности. Этим и определяется понятие «давление отбора». Таким образом, отбор и его количественное выражение (давление) определяются только наличием и характером селективно значимой наследуемой инновации (с чем, видимо, и связано обвинение селекционизма в тавтологичности: «сохраняется то, что сохраняется»). Объяснять с его помощью возникновение инноваций — то же *petitio principii* (циркулярность доводов), против чего предупреждает С. В. Мейен.

Говоря в обсуждаемом контексте об отборе, С. В. Мейен, очевидно, имел в виду не столько сам отбор, сколько потребность в той или иной адаптации. Однако это понятие не поддается легко формализации и не может быть просто сведено, например, к интенсивности элиминации. Действительно, в эволюционном масштабе времени, да и на больших экологических интервалах, охватывающих десятки поколений, плодовитость вполне уравнивается смертностью, так что в потомстве каждой самки (или особи при унипарентальном размножении) успешно размножается в среднем только одна самка (особь), а остальные элиминируются («закон Бекетова»). Изменения условий вызывают отклонения от равновесия, но сами эти отклонения включены в систему отрицательной обратной связи, автоматически обеспечивающую возврат к равновесному состоянию. Улучшение условий снижает смертность (правильнее говорить не о смертности, а о пресечении воспроизводства, ибо все особи смертны, но здесь не место менять устоявшуюся терминологию), это повышает плотность популяции и увеличивает зависимость от нее смертность, пока суммарная смертность не достигает прежнего уровня, равновесного с плодовитостью. Таким образом ухудшение условий повышает смертность, плотность популяции падает и снижает зависимость от нее смертность, пока суммарная смертность снова не вернется к равновесному уровню (если только резервная плотность популяции достаточна для такого маневра, в противном же случае неизбежно вымирание популяции; см. Расницын, 1987, 1988). В результате интенсивность элиминации в эволюционном масштабе времени оказывается независимой от внешних воздействий и подобно отбору (в принятом здесь его понимании) не помогает понять причины фитоспединга.

Более перспективным кажется подход с использованием принципа адаптивного компромисса (Расницын, 1987), признающего глубокую взаимозависимость признаков как в онтогенезе, так и в процессе функционирования и тем почти лишаящего смысла представление о собственной, независимой от фона адаптивной ценности индивидуального признака. Эта концепция предполагает существование барьеров несбалансированности на пути преобразования одного сбалансированного типа организации (адаптивного компромисса) в другой. Эволюционный процесс оказывается сопряженным с необходимостью преодоления этих барьеров пониженной приспособленности, для чего как раз и необходимо «попустительство отбора», т. е. ослабление селективного контроля организации. Такому попустительству может способствовать довольно широкий круг обстоятельств и факторов, один из которых — все та же избыточная плотность вместе с зависимой от нее смертностью — находит особо благоприятные условия в безморозной зоне.

Действительно, резервная плотность — единственный неспецифический механизм популяционной стабильности, единственный мобилизационный резерв и наиболее надежный гарант ее (Van Valen, 1976; Расницын, 1988). Поскольку эволюция как формообразование сопряжена с временным снижением адаптивности, мобилизационный резерв, сраба-

тывание которого позволяет в той или иной мере скомпенсировать это снижение, жизненно важен для эволюции. Но в умеренном климате не только сезонные (предсказуемые), но и нерегулярные (непредсказуемые) колебания условий гораздо интенсивнее, чем в безморозном, и их надежная компенсация требует содержания соответствующего неприкосновенного запаса резервной плотности. А поскольку обитатели умеренного климата вряд ли обладают закономерно увеличенным общим запасом плотности (хотя бы потому, что многие из них имеют достаточно близких родичей в безморозной зоне и в целом не обнаруживают какой-либо специфики в организации), увеличение неприкосновенного и соответствующее уменьшение свободного резерва плотности снижают эволюционные потенции населения умеренной зоны.

Таким образом, и здесь объяснение достаточно нетривиальной закономерности оказалось вполне совместимым с селекционистской парадигмой, если только не трактовать ее слишком прямолинейно (в духе тотального адапционизма), а придерживаться более мягкой формулировки, например такой: *эволюция определяется взаимодействием отбора с наличной организацией, т. е. с продуктом отбора предыдущих поколений.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вахрамеев В. А., Котова И. З. Древнейшие покрытосеменные и сопутствующие им растения из нижнего мела Забайкалья//Палеонтол. журн. 1977. № 4. С. 101—109.
- Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 1978. 200 с.
- Мейен С. В. География макроэволюции у высших растений//Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48. № 3. С. 291—309.
- Разумовский С. М. О происхождении и возрасте тропических и лавролистных флор//Бюл. ГБС АН СССР. 1971. Вып. 82. С. 43—51.
- Расницын А. П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса)//Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 46—64.
- Расницын А. П. О Черной Королеве, поступательности размножения и групповом отборе//Эволюционные исследования. Вавиловские темы/Под ред. Красиловой В. А. Владивосток: ДВО АН СССР. 1988. С. 47—53.
- Van Valen L. Energy and evolution//Evol. Theory. 1976. V. 1. № 7. P. 179—229.

Палеонтологический институт
АН СССР, Москва

Поступила в редакцию
15.IX.1987

PHYTOSPREADING IN THE SELECTIONISTIC PERSPECTIVE

A. P. RASHITSYN

Paleontological Institute, USSR Academy of Sciences, Moscow

The term phytospreading was coined by S. V. Meyen in 1987 to denote an evolutionary strategy when families and higher ranking taxa of higher plants originated in the equatorial zone and spread north- and southward. Predominantly equatorial origin of higher taxa can be explained within the framework of the hypothesis of adaptive compromise (Rasnitsyn, 1987) using free reserve of population density as a factor ensuring survival of populations against adaptivity losses caused by transformation of species organization from steady to unsteady state. This transformation proceeds more successfully in warm, stable climate because population density reserve is less engaged in compensation of environment-induced mortality.