

УДК 575.21: 575.89

Парфорсная эволюция как механизм быстрой адаптации

В.В. Сулов

Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск

valya@bionet.nsc.ru

Аннотация. Важная проблема – снизить плату за отбор. Стресс дает кратковременную неспецифическую устойчивость к ряду факторов (перекрестная резистентность), но в долговременной перспективе вредит (дистресс). Для малой популяции выгоднее изменить (пролонгирование фазы перекрестной резистентности, купирование дистресса) течение стресса (что может спровоцировать алло- или ароморфоз) путем отбора в небольшой группе генов стресса, чем тестировать все мутации генома в поисках преадаптаций.

Ароморфоз и алломорфоз связаны с инвазией в новую эконишу: в первом случае она добавляется к предковой, во втором – сменяет ее (Северцов А.С. 2008). Редкость промежуточных форм и их находок, относительная краткость периодов архаического разнообразия, когда ряд таксонов с разным уровнем мозаицизма по ароморфным и/или алломорфным признакам делают параллельные “заявки” на инвазию, свидетельствуют: эволюция в момент инвазии ускоряется (Воробьева, 2009, Северцов А.С. 2008, Клек, 2006, Раутиан, 1988), но охватывает малочисленные – редкие в палеонтологической летописи - таксоны. Но дилемма Холдейна (Ратнер и др., 1985) запрещает быструю адаптивную эволюцию в малых популяциях[1]: под отбор попадет так много особей, что оставшиеся не справятся с воспроизводством. Плата за отбор обгонит резерв репродукции[2], защищающий популяцию от случайной гибели. У эвкариот с эффективной численностью ~ 10 000 особей одновременно эволюционировать могут ~ 10 – 15 генов (Ратнер и др., 1985). Между тем, внутри- и межвидовые сравнения геномов дают для разных видов оценки 3 - 10 млн. мутаций на геном (Сулов и др., 2010). Субадаптивно поддерживать это “море полиморфизмов”[3] (Креславский, 1993) могут лишь виды с малыми особями и большими популяциями. По данными палеонтологии такие виды эволюционируют медленно – большая численность и низкие в целом требования к масштабу и продуктивности биотопа позволяют особям легко найти подходящий микробиотоп (Расницын, 1987), или по (Креславский, 1993) - адаптивную субнишу[4]. Малочисленным видам с высокими требованиями к масштабу и продуктивности биотопа найти адаптивные субниши сложнее (Расницын, 1987), а полиморфизмов в их геномах – не меньше. То есть, даже поддержание адаптаций в предковой нише для видов, чьи популяции не подкреплены высокой численностью - нетривиальная проблема: опасен и рост пессимальности среды, и падение устойчивости онтогенеза. Если адаптивность оценивается *a posteriori* - через дифференциальную гибель в популяции – их инвазия в новую нишу возможна лишь как двойная сальтация: онтогенетическая - быстрое формирование преадаптации и

ценотическая – пересечение пессимального края ниши, попытки приближения к которому отбор должен был пресекать весь предыдущий филогенез[5], вырабатывая соответствующие адаптации.

Действительно, само по себе наличие преадаптаций необходимо, но недостаточно для выхода в новую нишу. Показательно освоение безводных сред современными рыбами. Эвадаптивное дыхание (легочное, пузырное, кишечное, лабиринтовое и т.п.) характерно для рыб, воду не покидающих, покидающих вынуждено (змееголов, слитножаберники), или не ведущих вне ее активный образ жизни (вьюн, двоякодышащие[6]) (Строганов, 1962, Helfman et al, 2009, Graham, 1997). Напротив, активны вне воды и временно добровольно покидают ее рыбы, дышащие кожей (илистый прыгун), с узкими жаберными щелями (речной угорь), небольшим лабиринтом (*Anabas scandens*) (Анисимова, Лавровский, 1983; Строганов, 1962, Graham, 1997), задерживающие дыхание (*Leuresthes tenuis*)[7] (Галанцев, 1988), т.е. с инадаптивным и бедным набором преадаптаций[8]. Такая фоновая инвазия – явление не массовое, но обычное: о чем говорят заметки о редких, но повторяющихся находках особей вне ареала вида[9], в нетипичном биотопе и/или с нетипичным поведением[10]. Часто особи диспергируют через краевую зону в раннем или позднем возрасте, но не приближаются к ней в зрелом, хотя набор преадаптаций не меняется (Зайцев, 1991, Мальчевский, 1974, Нейл, 1973). Н. Osborn[11] (1934) считал, что фоновая инвазия характерна для подвижных видов[12] – крупных млекопитающих[13], птиц, рыб, причем может не опираться на сложные (пре)адаптации и конкуренцию в предковой нише.

Шанс для эволюции в малой популяции – это замыкание оценки адаптивности (ОА) в обход своей численности. Так, с временным ослаблением изолирующих барьеров - замыкание ОА на родственные виды (i) - растут и дисперсия (Гребельный, 2008), и эффективная численность. Расширение предковой ниши через замыкание ОА на численность неродственных видов (ii) изучено В.В. Жерихиным (2003): это нарушение сукцессии, т.е. перехват ресурсов у доминантов экосистемы без прямой конкуренции[14]. Замыкание через биотоп (iii) разработано у Г.А. Заварзина (2003), С.В. Рожнова (2005) и факультативно - у В.В. Жерихина (1986): накопление не утилизируемых мортмасс и/или метаболитов делает биотоп благоприятнее для вселенцев. Напротив, известные сценарии инвазии/расширения ниши через адаптацию широкого профиля (Северцов А.Н. 1949, Грант, 1991), ключевой ароморфоз (Иорданский, 1994), накопление малых (пре)адаптаций при освоении экотона[15] (Северцов А.С. 2008), обращая внимание на морфофизиологические аспекты, оценку (пре)адаптивности традиционно замыкают на малочисленный таксон-вселенец на фоне жесткой конкуренции. “Осборнова” инвазия (бедный преадаптациями таксон расселяется, а параллельно живущий богатый – нет) остается без объяснения. То есть, морфофизиологические сценарии хорошо объясняют

судьбу адаптаций до или после, но не в момент инвазии/расширения ниши.

В морфофизиологических сценариях непосредственная (*in situ* - как в *i-iii*), а не апостериорная оценка адаптивности есть лишь у И.И. Шмальгаузена (1968) по которому инвазия – следствие отбора на жизнь в нестабильной среде, а выживание в новой нише – следствие модификаций в рамках широкой нормы реакции (НР). Затем отбираются независимо возникшие мутации, копирующие адаптивные модификации (Шмальгаузен, 1968) (а), увеличивающие вероятность их онтогенеза (Лукін, 1935, Кирпичников, 1935) (b), снижающие вероятность других модификаций путем дегенерации альтернативных генетических программ[16] (с1) (Шишкин, 1988 Хлебович, 2009) или режимов генных сетей (Суслов, Колчанов, 2009) (с2), или оптимизируя онтогенез модификаций по балансу "время-энергия" (Turesson, 1925) (с3). Но схемы a,b,c1-3 работают, если спектр (пре)адаптивных модификаций уже есть[17], что вероятнее в больших популяциях. В малых популяциях отбор модификаций, а затем отбор мутаций-генокопий не легче прямого отбора мутаций[18].

Малой популяции без спектра (пре)адаптивной изменчивости остается *замкнуть ОА, выделив в "море полиморфизмов" область, наиболее перспективную по адаптивности (iv)*. Для этого нужна обратная связь между фенотипом, оценивающим комфортность среды, и эволюционирующим геномом. В нормальных условиях ее обеспечивают реакции гомеостаза (Шмальгаузен, 1968), супрессируя мутации (Суслов, Колчанов, 2009). В пессимальных условиях гомеостаз заменяет стресс-реакция. По Г.Селье (1972) стресс – набор стереотипных биохимических и физиологических реакций, дающий устойчивость к нескольким неблагоприятным факторам (перекрестная резистентность - ПР). Таким образом, изменчивость супрессируется в фазе ПР наиболее неспецифично, но кратковременно - в отличие от гомеостаза, стресс в долгосрочной перспективе не предусматривает возвращение организма к исходному состоянию (фаза истощения - дистресс). Именно эта фаза и подготовительная фаза тревоги наиболее смертоносны. А в фазе ПР организм может чувствовать себя так комфортно, что положить ее в основу новой эволюционной стратегии[19]. Именно ПР используют, демонстрируя функциональный параллелизм, вторичноводные амниоты (Томилин, 1984 Галанцев, 1988, Петров, 2003) и современные анамнии, осваивающие безводные среды (Галанцев, 1988, Строганов, 1962, Helfman et al, 2009, Graham, 1997). Стремительное – за несколько поколений - освоение урболандшафтов (Фридман, Еремкин, 2008) началось не с частных адаптаций к каким-либо ресурсам, а с толерантности к стрессору беспокойства[20]. Формирование хищника в филогенетическом масштабе времени идет медленно, требуя сложных комплексных адаптаций (Раутиан, Сенников, 2001), между тем, виды и без них ведут "осборнову" инвазию в лицензию хищника[21] - отдельными стресс-устойчивыми особями (Гржимек, 1998, Кучеренко, 1980, Diamond, Bond, 1999; Jackson, 1962).

Итак, успех инвазии малой популяции может быть обусловлен отбором на изменение стресс-реакции: пролонгирование ПР, купирование дистресса, ускорение фазы тревоги. То есть в первых поколениях идет адаптация не к среде, а к собственной стресс-реакции организма. Такую эволюцию удобно назвать парфорсной (ПФЭ; франц. *par force* — через силу)[22]. Среда здесь не тестер - фактор отбора, а релизер стресс-реакции[23]. Активация генных сетей стресса выделяет в “море полиморфизмов” небольшую область изменчивости, связанную с генами, чья коэкспрессия уже многократно опробована в филогенезе на адаптивность[24]. Причем изменчивости как генотипической, так и модификационной, поэтому одна автоматически фенотипирует другую (т.н. эффект Болдуина (Baldwin, 1896)). Так Ю.О. Раушенбах (1981) показал, что отбор популяции овец на адаптацию к горным условиям (гипоксия) в ходе отгонов с равнины на горные пастбища в первых поколениях вел к росту кислородного запроса, а уже в 13 поколении — к его снижению. По СТЭ приходится предполагать сперва отбор на энергозатратное сохранение предкового уровня снабжения тканей кислородом, затем отбор против него, на экономию кислорода (почему он не пошел сразу?). Аналогичная смена стратегий при физиологической адаптации особи к гипоксии (Галанцев, 1988) позволяет предложить более экономную с точки зрения дилеммы Холдейна схему: и сохранение уровня кислородного снабжения, и экономное использование кислорода — фазы одной стресс-реакции, отбор меняет соотношение фаз[25]. Причем, если с протеканием стресс-реакции физиологически связан какой-либо морфоз, ПФЭ может его фенотипически стабилизировать. Этот случай кардинально отличается от генокопирования по a,b,c1-3: модификация может быть даже умеренно вредной[26] - адаптивность обеспечивает не она, а стресс-реакция в целом. Лишь когда организмы в ходе эволюции “научатся жить в ладу” с собственным стрессом, начнется вторая стадия ПФЭ: спектр эволюционирующих генов расширится, а связь с генами стресса — постепенно утратится[27].

Замыкание ОА в обход своей численности в случаях *i-iv* (хотя ее возможность отрицается СТЭ[28] (Грант, 1991)) можно использовать для формализации *заявки на нишу*, чтобы отличить эврибионтных видов от потенциально аро(алло)морфных. В случае *iii* очевидно: с гибелью вселенцев мортмассы на время сохраняют *заявку* в биотопе. Возвратные скрещивания и кроссинговер сохраняют *заявку* в геномах скрещивающихся видов (*i*). В *заявке* ценофобов (*ii*) часть особей гибнет при самоизреживании. Адаптации, ведущие к *заявке*, альтруистичны, что обеспечивает *временное сохранение заявки* (в пределе - даже при смерти всей субпопуляции заявителей). Гены стресса, обеспечивая своим носителям ПР, в эволюции — через субпопуляции стресс-устойчивых особей (*iv*) - обеспечивают повторность (в этом альтруизм), но далеко не всегда — успешность *заявок* (“осборнова” инвазия), дополняя случаи *i-iii*, которые сами по себе повторности не дают[29].

Благодарности: интеграционные проекты СО РАН № 113, 119; программы РАН А.П.6, Б.25, Б.27, госконтракт № П857, грант РФФИ 10-04-01310, программа “Проис. биосферы и эвол. гео-биол. систем”.

Список литературы

Анохин П.К. Очерки по физиологии функциональных систем. М., Медицина, 1975. 448 с.

Аршавский И.А. Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития. М., Наука, 1982. 270 с.

Анисимова И.М., Лавровский В.В. Ихтиология. М., Высшая Школа, 1983. 255 с.

Беклемишев Н.В. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // *Биоценологические основы паразитологии.* М., Наука, 1970. С. 90-138.

Бердников В.А. Основные факторы макроэволюции. Новосибирск, Наука, 1990. 253 с.

Бромлей Г.Ф. Соболь, куница, харза. М., Наука, 1973. 239 с.

Василевич В.И. Естественный отбор в растительных сообществах // *Чарльз Дарвин и современная наука.* Спб., СпбНЦ, 2009. С. 29-31.

Воробьева Э.И. Филогенетические принципы и критерии на модели *Sarcopterygii* // *Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира.* М., КМК, 2005. С. 44-59.

Галанцев В. П. Адаптации сердечно-сосудистой системы вторичноводных амниот. Л., ЛГУ, 1988. 220 с.

Гвоздев В.А., Кайданов Л.З. Геномная изменчивость, обусловленная транспозициями мобильных элементов и приспособленность особей *Drosophila melanogaster* // *Ж.О.Б.* 1986. Т. 47., № 1. С. 51-63.

Гаузе Г.Ф. Роль приспособляемости в естественном отборе // *Ж.О.Б.* 1940. Т.1., №1. С. 105-120.

Грант В. Эволюционный процесс. М., Мир, 1991. 488 с.

Гржимек Б. Астер // *Наши братья меньшие.* М., Армада, 1998. С. 101-103.

Гребельный С.Д. Клонирование в природе. Спб., ЗИН РАН, 2008. 287 с.

Гречаный Г.В., Никитин А.Я., Корзун В.М., Сосунова И.А. Эколого-генетическая детерминация динамики численности популяций. Иркутск, ИГУ, 2004. 302 с.

Давыдов Е.С., Орджоникидзе С.В. Разведение снежных барсов (*Uncia uncia*) в Московском зоопарке (итоги и перспективы) // *Хищные и морские млекопитающие в искусственной среде обитания.* М., Московский зоопарк, 2006. С. 93-95.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Спб., Наука, 1991. 539 с.

Дуров В.Л. Дрессировка животных. М., Унив. Изд-во, 1924. 507 с.

Жерихин В.В. Основные закономерности филоценогенетических процессов (на примере неморских сообществ мезозоя и кайнозоя) // Избранные труды. М., КМК, 2003. С. 405-439.

Жерихин В.В. Гипотрофные озера - вымерший тип мезозойских экосистем // Тез. докл. VII симпозиума по истории озер. Т.1. Л., 1986. С. 55-61.

Заварзин Г.А. Эволюция геосферно-биосферной системы // Природа. 2003. № 1. С. 27-35.

Зайцев В.А. Кабарга Сихотэ-Алиня М., Наука, 1991. 216 с.

Иорданский Н.Н. Макроэволюция: Системная теория. М., Наука, 1994. 112 с.

Кирпичников В. С. Роль ненаследственной изменчивости в процессе естественного отбора (гипотеза о косвенном отборе) // Биологический журнал. 1935. Т. 4., №5. С. 775-800.

Клек Д. Трудный путь на сушу // В мире науки. 2006. № 3. С. 52-59.

Комаров Ю.Е. Голубеобразные трансформированных ландшафтов Северной Осетии // Синантропизация животных Северного Кавказа. Ставрополь, 1989. С. 46-49.

Коновалов Е.Д. Человек в воде. Новосибирск, Зап. Сиб. Книжн. Изд-во, 1979. 143 с.

Коптелов А. Как 25 сибиряков на тигра ходили // Владыка джунглей. Алма-Ата, Наука, 1966. С. 37-41.

Красилов В.А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток, ДВНЦ АН СССР, 1986. 138 с.

Креславский А.Г. Новый взгляд на адаптивную природу полиморфизма. Концепция псевдонейтральных мутаций // Ж.О.Б. 1993.Т. 54., № 6. С. 645-658.

Кучеренко С.П. Дальневосточная кабарга // Охота и охот. хоз-во. 1980. №5. С. 250-251.

Лукин Е.И. Проблема географічної мінливості організмів // Уч. Зап. Харків. Унів. 1935. № 2,3. С. 15-22.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., Мир, 1968. 484 с.

Мак-Фарленд Д. Поведение животных. М., Мир, 1988. 520 с.

Мальчевский А.С. Отношение животных к территории как фактор эволюции (на примере птиц) // Вестник ЛГУ. Биология. 1974. № 3. с. 5-15.

Нейл. У. География жизни. М., Прогресс, 1973. 337 с.

Павленко Н.К. К вопросу о социальном поведении тигров (*Panthera tigris*) // Хищные и морские млекопитающие в искусственной среде обитания. М., Московский зоопарк, 2006. С. 109-113.

Петров Е.А. Байкальская нерпа: эколого-эволюционные аспекты: Автореф. дис. докт. биол. наук. Улан-Удэ, Бурят. ун-т, 2003. 38 с.

Расницын А.П. Кошмар Холдейна – фикция // Ж.О.Б. 1989. Т.50., № 1. С. 136-137.

Расницын А.П. Темпы эволюции и эволюционная теория // Эволюция и биоценотические кризисы. М., Наука, 1987. С. 46-64.

Ратнер В.А. Жарких А.А., Колчанов Н.А. и др. Проблемы теории молекулярной эволюции. Новосибирск, Наука, 1985. 260 с.

Раутиан А.С., Сенников А.Г. Отношения хищник-жертва в филогенетическом масштабе времени // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 4. М., ПИН РАН, 2001. С. 29-46.

Раутиан А.С. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение. Т. 2. М., Недра, 1988. С. 76-118.

Раушенбах Ю.О. Экогенез домашних животных М., Наука, 1985. 197 с.

Родин С.Н., Пахомчук Д.В., Риггс А.Д. Эпигенетические изменения и репозиционирование определяют эволюционную судьбу дублированных генов // Биохимия. 2005. Т. 70., № 5. С. 680-689.

Рожнов С.В. Морфологические закономерности становления и эволюции высших таксонов иглокожих // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М., КМК, 2005. С. 156-170.

Северцов А.Н. Собрание сочинений. Т.5. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л., АН СССР, 1949. 536 с.

Северцов А.Н. Закон адаптивной эволюции Осборна и современные эволюционные теории // Природа. 1936. №2. С. 59-73.

Северцов А.С. Причины и условия формирования ароморфной организации // Ж.О.Б. 2008. Т.69., № 2. С. 94-101.

Селье Г. На уровне целого организма. М., Наука, 1972. 122 с.

Слоним А.Д. Эволюция терморегуляции. Л., Наука, 1986. 74 с.

Слудский А.А. Что мы знаем о тигре // Владыка джунглей. Алма-Ата, Наука, 1966. С. 247-377.

Смирнов В.В. Смирнова-Залуми Н.С., Суханова Л.В. Микроэволюция байкальского омуля. Новосибирск, СО РАН, 2009. 244 с.

Стил Э., Линдли Р., Бландэн Р. Что, если Ламарк прав? Иммуногенетика и эволюция. М., Мир, 2002. 237 с.

Строганов Н.С. Экологическая физиология рыб. М., МГУ, 1962. 444 с.

Струнников В.А. Третья изменчивость // Природа. 1989. № 2. С. 17-27.

Суслов В.В., Колчанов Н.А. Дивергентно-конвергентные механизмы в эволюции биоразнообразия // Развитие жизни в процессе абиотических изменений на земле. Иркутск/Листвянка, Ин-т географии им. В.Б.Сочавы СО РАН, 2011. С. 193-207.

Суслов В.В., Пономаренко П.М., Пономаренко М.П. и др., Полиморфизмы ТАТА-боксов генов хозяйственно важных и лабораторных животных и растений, ассоциированные с их селекционно-ценными признаками // Генетика. 2010. Т. 46., № 4. С. 448-457.

Суслов В.В., Колчанов Н.А. Дарвиновская эволюция и регуляторные генетические

системы // Вестник ВОГиС. 2009. Т. 13., №2. С. 410-439.

Титов Ю.В. Эффект группы у растений. Л., Наука, 1978. 151 с.

Томилин А.Г. В мире китов и дельфинов. М., Знание, 1979. 208 с.

Томилин А.Г. Снова в воду. М., Знание, 1984. 192 с.

Трут Л.Н. Эволюционные идеи Д.К. Беляева как концептуальный мост между биологией, социологией и медициной // Вестник ВОГиС, 2008, Т. 12., № 1,2. С. 7-18.

Усов С.А. Зубр // Вестник естественных наук. 1865. № 6. С. 2-91.

Филатов В.И. Медвежий цирк. М., Искусство, 1962. 197 с.

Фридман В.С., Еремкин Г.С. Урбанизация «диких» видов птиц в контексте эволюции урболандшафта. М., МГУ, 2008. 139 с.

Хлебович В.В. Дискретные адаптивные нормы: механизмы и роль в эволюции // Труды ЗИН РАН. Приложение №1. 2009. С. 219-231.

Чельшьева Е.В. Особенности социального поведения гепарда (*Acinonyx jubatus*) в природе и в неволе // Хищные и морские млекопитающие в искусственной среде обитания. М., Московский зоопарк, 2006. С. 32-62.

Чураев, Р.Н. Эпигенетика: генные и эпигенные сети в онто- и филогенезе // Генетика. 2006. Т. 42., № 9. С. 1276-1296.

Шаик ван К. Кто на свете всех умнее? // В мире науки. 2006. № 7. С. 47-52.

Шапошников Г.Х. Динамика клонов, популяций и видов и эволюция // Ж.О.Б. 1978. Т.39., №1. С. 15-33.

Шапошников Г.Х. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphidinea) // Энтомол. Обзорение. 1965. Т. XIV., №1. С. 3-25.

Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс. // Современная палеонтология. М., Недра, 1988. С. 142-169.

Шмальгаузен И.И. Происхождение наземных позвоночных. М., Наука, 1964. 270 с.

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М., Наука, 1968. 452 с.

Щербаков В.П. Эволюция как сопротивление энтропии. I. Механизмы видового гомеостаза // Ж.О.Б. 2005. Т. 66., № 3. С. 195-211.

Baldwin J.A. New factor in evolution // Amer. Nat. 1896. V. 30. P. 441-445.

Bjedov I., Tenaillon O., Gerard B., et al. Stress-induced mutagenesis in bacteria // Science. 2003. V. 300., № 5624. P. 1404-1409.

Blake W., Balazsi G., Kohanski M. et al. Phenotypic consequences of promoter-mediated transcriptional noise // Molecular Cell. 2006. V. 24. P. 853-865.

Cairns J., Overbaugh J., Miller S. The origin of mutants // Nature. V. 335., № 6186. P. 142-145.

Damiani G. The Yin and Yang of anti-Darwinian epigenetics and Darwinian genetics // Riv. Biol. 2007. V. 100., N 3. P. 361-402.

Diamond J., Bond A.B. Kea, bird of paradox Berkeley-Los Angeles, Univ. Cal. Press, 1999. 230 p.

Dynesius M., Jansson R. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations // PNAS USA. 2000. V. 97., № 16. P. 9115-9120.

Dutton P. 2008 The Surfing Hippo // <http://www.bateleurs.co.za/missions-flown/2008-missions/117-the-surfing-hippo.html>

Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford, Univ. Press, 2000. 318 p.

Gorban A.N., Smirnova E.V., Tyukina T.A. General Laws of Adaptation to Environmental Factors: from Ecological Stress to Financial Crisis // Math. Model. Nat. Phenom. 2009.V. 4., №6. P. 1-53.

Graham J.B. Air-breathing fishes. San Diego, Academic Press, 1997. 229 p.

He X., Zhang J. Rapid subfunctionalization accompanied by pro-longed and substantial neofunctionalization in duplicate gene evolution // Genetics. 2005. V. 169., № 2. P. 1157-1164.

Helfman G., Collette B.B., Facey D.E., Bowen B.W. The Diversity of Fishes: Biology, Evolution, and Ecology. John Wiley & Sons, 2009, 736 p.

Hoenigsberg H. Cell biology, molecular embryology, Lamarckian and Darwinian selection as evolvability // Genet. Mol. Res. 2003. V. 2., N 1. P. 7-28.

Howell A.B. Aquatic mammals. Springfield-Baltimor, Ch.S.Thomas, 1930. 338 p.

Hutchinson G.E. The niche: an abstractly inhabited hypervolume // The ecological theatre and the evolutionary play. New Haven, Yale Univ. Press, 1965. P. 26-78.

Jackson, J.R. Do keas attack sheep? // Notomis 1962. V. 10., № 1.P. 33-38.

Kauffman S.A. Gene regulation networks: A theory for their global structure and behaviors // Current Topics in Developmental Biology. N.Y.: Academic Press. 1977. V. 6. P. 145-182.

McCall R. Implications of recent geological investigations of the Mozambique Channel for the mammalian colonization of Madagascar // Proc. R. Soc. Lond. B. 1997. V. 264. P. 663-665.

Osborn H.F. Aristogenesis, the Creative Principle in the Origin of Species // Amer. Nat. 1934. V. 68., № 716. P. 193-235.

Popper K.R. Natural Selection and the Emergence of Mind // Dialectica. 1978. V. 32. P. 339-355.

Roberts S., Yang Y., Sterling J., et al. Damage-induced localized hypermutability // Modern problems of genetics, radiobiology, radioecology and evolution. – Dubna, 2010. – P. 27.

Rubel E. The replaceability of ecological factors and the Law of the Minimum // Ecology. 1935. V. 16., № 3. P. 336-341.

Simpson G. Horses. N.Y., Oxford, Univ. Press, 1951. 247 p.

Star. Is. 621, 19 May 1870, Harpooning a hippopotamus // <http://www.paperspast.natlib.govt.nz>

Srinivasan M., Laychock S.G., Hill D.J., Patel M.S. Neonatal nutrition: metabolic programming of pancreatic islets and obesity // Exp. Biol. Med. (Maywood). 2003. V. 228., № 1.

P. 15-23.

Suslov V.V., Vityaev E.E., Ignatieva E.V. Interpretation of gene networks in the context of Anokhin's Theory // BGRS'2002. Novosibirsk, ICiG SB RAN, 2002. V. 2. P. 87-90.

Torkelson J., Harris R.S., Lombardo M.J., et al. Genome-wide hypermutation in a subpopulation of stationary-phase cells underlies recombination-dependent adaptive mutation // EMBO J. 1997. V. 16., № 11. P. 3303-3311.

Turesson G. The plant species in relation to habitat and climate // Hereditas 1925. V. 6. P. 147-236.

Vadlamudi S., Kalhan S.C., Patel M.S. Persistence of metabolic consequences in the progeny of rats fed a HC formula in their early postnatal life // Am. J. Physiol. 1995. V. 269., № 4. P. 731-738.

Par force evolution as a mechanism of rapid adaptation

V.V. Suslov

THE INSTITUTE OF CYTOLOGY AND GENETICS

The Siberian Branch of the Russian Academy of Science. Novosibirsk

valya@bionet.nsc.ru

Resume. *Non-trivial evolution problem: reduce the cost of natural selection. As a non-specific adaptation syndrome, stress provides resistance to several adverse factors (cross-resistance - CR) in a short term; however, it damages in a long term (distress). For a small population will be better the correcting of the stress flow (prolonging the CR, neutralizing distress) by natural selection of the small set of the stress-genes than testing of all mutation in genome in preadaptation search. This process can provoke allo- or aromorphoses.*

[1]Точнее, Дж.Холдейн сформулировал (хоть и не очень корректно (Расницын, 1989)) проблему на языке генетики. Об отборе, устраняющем слишком много особей от воспроизводства, что является реальной, а не фиктивной (Расницын, 1989) угрозой для малых популяций, писали ранее (Усов, 1865).

[2] Аналогично под дилемму Холдейна попадают и другие случаи роста дисперсии не подкрепленного ростом численности: вспышки мутаций (Bjedov et al., 2003, Torkelson et al., 1997), эпимутаций (Чураев, 2006, Стил и др., 2002, Damiani, 2007), координированных транспозиций (Гвоздев, Кайданов, 1986), адаптивные мутации Кейрнса (Cairns et al., 1988), связанные или с периодическим выделением из популяции, переживающей кризис, быстро делящихся субпопуляций (Torkelson et al., 1997) и/или с мутабельной (повторы) структурой гена (Roberts et al., 2010). Все они с точки зрения дилеммы Холдейна отличаются от мутаций лишь частотами возникновения и реверсий и открыты на больших популяциях особей (Гвоздев, Кайданов, 1986, Bjedov et al., 2003, Torkelson et al., 1997), клеток (Hoenigsberg., 2003, Стил и др., 2002), или у конкретных генов (Roberts et al., 2010), но не для генома в целом.

[3]Если рассматривать нишу не как гиперобъем в пространстве факторов (Hutchinson, 1965), а как вероятность его заполнения с учетом компенсации (Rubel, 1935) и кондиционирования (Беклемишев, 1970) факторов, то популяция распадется на ценопопуляции, адаптированные к своим субнишам лучше, чем к

условиям, усредненным по нише в целом (Креславский, 1993). “Море полиморфизмов” будет поддержано балансовым скрещиванием с адаптивной миграцией потомства между ценопопуляциями.

[4]Поиск адаптивных субниш у таких видов может идти не только в пространстве, но и во времени: частоты аллелей в популяциях циклически меняется со сменой сезонов (Гречаный и др., 2004).

[5]Пассивные инвазии-сальтации через краевую зону по внешним причинам (например, систематические тропические ураганы) описаны на островных биотопах (Нейл, 1973).

[6]В природе рогозуб воды не покидает, другие дипнои вне воды находятся в анабиозе, хотя в неволе, т.е. живя в биотопе, ограниченном по площади (растет вероятность приближения к краю и, следовательно - ценотической сальтации) – могут и совершить путешествие на сушу (Helfman et al, 2009, Graham, 1997). Аналогично, в неволе воду покидают дельфины, что в природе для них смертельно (Томилин, 1979).

[7]Систематически задерживают дыхание прыгающие рыбы: лососи на нересте, саргановые (Галанцев, 1988). Важно: даже рыбы, не связанные с безводными биотопами, дыша жабрами, используют плавательный пузырь как депо кислорода при ускорении плавания (Строганов, 1962), что позволяет аналогично использовать его вне воды (Анисимова, Лавровский, 1983).

[8]По данным палеонтологии заявку на освоение суши также делало много видов рыб, причем наиболее преадаптированные по строению скелета не были не только самыми ранними, но и - судя по сравнимой редкости находок всех ранних заявителей - более успешными (Воробьева, 2009, Клек, 2006).

[9]Так тропическая меч-рыба редко, но систематически посещает умеренные воды (Helfman et al, 2009), отдельные тигры (Коптелов, 1966, Слудский, 1966) проникали в Сибирь, бегемоты - в море (Star, 1870, Dutton 2008) (в отличие от предыдущих примеров там им нечего есть), что позволило заселить Мадагаскар без сухопутных мостов (McCall., 1997)). В биотопах родного ареала эти виды либо относительно редки, либо диспергированы, что говорит не в пользу исходной жесткой конкуренции.

[10]Так, Ч.Дарвин (1991) сохранил для потомков случай медведя, едящего планктон, хотя у сухопутного хищника трудно вообразить преадаптации к планктонофагии. Но наиболее показательно освоение голубями посадки на ветки деревьев – за считанные поколения, параллельно и независимо в разных частях синантропного ареала (Комаров, 1989) и не везде – из-за адаптации к новому корму (на Кавказе в конце XXв. голуби подражали расселяющимся там горлицам, формируя смешанные стаи на кормежке).

[11]В объяснении инвазий ароморфоз А.Н.Северцова (1936) был альтернативой аристократизму Осборна, сходному с грациями Ж.-Б.Ламарка. Но к Ламарку Осборн относился скептически. Маркером аристократизма у него (Osborn, 1934) была избыточная активность особей, наследуемая через отбор на общую активность – по типу органического отбора Дж.Болдуина (Baldwin, 1896). Но чем вызвана эта активность и за какие преимущества отбираются гиперактивные особи Осборн не смог объяснить.

[12]Седентарные организмы обречены на фоновую инвазию. Им нужно приспособиться к широкому диапазону средовых факторов: долгоживущим - если среда меняется чаще смены поколений; эфемерам – если нет способов расселения потомства в конкретные ниши (Василевич, 2009). Поэтому в заполнении лакун биотопов, недавно бывших островными, растения часто обгоняют животных (Нейл, 1973).

[13]Так появление в Евразии примитивных лошадей шло параллельно, а не после диверсификации Equus в Северной Америке (Simpson, 1951). Таким образом, лицензионное пространство там еще не было исчерпано, когда в Евразии уже появились мигранты.

[14]Аналогичный пример изучен в рамках одного поколения у ряда видов деревьев: одновидовой ценоз, смыкая кроны, вытесняет остальные виды и лишь спустя определенное время – исчерпав возможности роста – самоизреживается (Титов, 1978).

[15]Аддитивное накопление мелких (пре)адаптаций в экотоне (Северцов А.С. 2008) логично допустить, если (1) экотон - мозаика биотопов, занятых смежными экосистемами. Но, если (2) экотон - непрерывная область градиента фактора(ов) среды, например воды с градиентом солености, pH (Нейл, 1973) или температуры и давления (Смирнов и др., 2010), то в таком узком экотоне вообще никто не задерживается

не то, что для эволюции, требующей смены поколений – для собственной жизни (Нейл, 1973), а если экотон широк, а градиенты нерезки – здесь возникают пластичные экоморфы (Смирнов и др., 2010). Если (3) экотон - неустойчивая граница между экосистемами, эволюция в нем может замереть: виды не успевают сэволюционировать за сменой границ (Dynesius, Jansson, 2000). В разных сценариях одного ароморфоза (Шмальгаузен, 1964, Клек, 2006, Северцов А.С. 2008) экотон рассмотрен как комбинация типов 1,2,3, но у разных авторов в комбинации доминируют разные типы, от чего и зависит вывод: предок неспециализированный vs. специализированный vs. аддитивно (пере)специализирующийся. Между тем, независимо от типа экотона, сначала нужно вообще к нему приблизиться.

[16]Под которой понимается либо комплекс кофункционирующих генов (Шишкин, 1988) – *sup.* генная сеть (Kauffman, 1977), либо следствие дупликаций (Хлебович, 2009). В последнем случае сценарий следует модели “дупликация – деградация – псевдогенизация” (Родин и др., 2005, He, Zhang, 2005).

[17]Что далеко не всегда имеет место. У инфузорий широкая НР давала адаптацию лишь к “знакомому” фактору – часто встречаемому в филогенезе. Отбор “незнакомым” фактором переживали преадаптанты-мутанты (Гаузе, 1940). Рост размаха изменчивости вел к росту частот не только модификаций, но и дезадаптивных морфозов (Трут, 2008). Одновременное проявление адаптивных и амфиадаптивных модификаций описано Ю.О.Раушенбахом (1985) и А.Д.Слонимом (1986) у млекопитающих, Г.Х.Шапошниковым (1965, 1978) у тлей и В.В.Хлебовичем (2009) у дафний (амфиадаптивными будем считать модификации, дающие кратковременное преимущество, но в долговременной перспективе нейтральные или дезадаптивные – например, из-за затрат времени и энергии на их онтогенез). Г.Х.Шапошников (1965) и В.А. Бердников (1990) выделяли модификации - следствие общего истощения организма. В лучшем случае они нейтральны (Шапошников, 1965), но чаще – дезадаптивны (Бердников, 1990) или контрадаптивны (так, ранний постнатальный хронический стресс кроликов плаванием вел к переразвитию скелета конечностей, из-за чего взрослый кролик приобретал длинноногий лепоридный облик (Аршавский, 1982), хотя у единственного гидрофильного зайцеобразного *Sylvilagus palustris* ноги короткие (Howell, 1930)). Даже слишком комфортная среда грозит, минимум, амфимодификациями. Так, у крыс высокоуглеводная диета беременных ведет к гиперинсулинемии плода, из-за чего потомству грозит раннее ожирение с букетом патологий (Srinivasan et al., 2003, Vadlamudi, 1995). Наконец, если в спектре НР даже есть (пре)адаптивная модификация, ее реализация может блокироваться организмом или фактором среды, что лучше всего изучено на модификациях поведения. Так, опыт цирков (Дуров, 1924, Павленко, 2006) и зоопарков (Челышева, 2006; Давыдов, Орджоникидзе, 2006) говорит: виды семейства кошачьих имеют широкий спектр форм социального поведения с широкой внутривидовой НР по ним. Но в природе социальны лишь львы, стоящие на вершине пищевой пирамиды кормных экосистем. Здесь, выступая как фактор среды, они блокируют социальность близких по адаптивной зоне кошек. Ликвидация львов человеком вызвала быструю социализацию гепардов (Челышева, 2006). В отличие от приматов, медведи комфортно чувствуют себя лишь в тесном контакте с деревом. Иначе молодой медведь, хороший верхолаз...боится высоты - модификация брахиатора блокирована страхом (Филатов, 1962). Блокада страхом реализации даже хорошо развитой адаптивной модификации описана и у человека (Коновалов, 1979). Блокады реализации адаптивной модификации инстинктом или опытом особи открыты В.Л.Дуровым (1924) и переоткрыты в 40-70 гг. XX в. (Мак Фарленд, 1988)

[18]Видимо, первым неявно это отметил Э.Майр (1968) (“модификации затуманивают проблему адаптации”). Эта точка зрения отлична и от отрицания роли модификаций в эволюции из-за ненаследования (Грант, 1991), и от точки зрения на дезадаптивные модификации лишь как на ошибки транскрипции и физиологии (Щербаков, 2005). В последнем случае речь идет не о модификации, а о реализационной изменчивости (Струнников, 1989), в ряде случаев адаптивной (Blake et al., 2006).

[19]Т.е. эконошу по Hutchinson (1965) дополняет стресс-периферия, в отличие от реализованной ниши, выходящая за рамки фундаментальной ниши, но доступная лишь субпопуляции стресс-устойчивых особей (вариант - всей популяции, при наличии “критической массы” таковых).

[20]Это также справедливо для любой инвазии, если она подкрепляется подражательным

поведением: наблюдение за инвайдером-одиночкой подразумевает его толерантность к наблюдающим, что в природе недавно показано на орангутанах (Шаик, 2006), хотя в цирке известно ~100 лет (Дуров, 1924).

[21]Под лицензией хищника будем понимать случаи, если в таблице трофических отношений “жертва-агрессор” оба члена пары рискуют получить опасные для жизни увечья. Когда риск жертвы много выше агрессора, он в лицензии “микрофага” (фильтраторы и большинство саркофагов - от мухоловки до белой акулы, но зубатые киты и тюлени остаются хищниками, т.к. перманентно рискуют задохнуться на охоте). Индивидуальный риск агрессора выше риска жертвы – агрессор в лицензии “гноса”. Пастбищник - агрессор без риска наносит жертве увечья, совместимые с жизнью и потенциально восстанавливаемые. Аналогичную таблицу можно построить и для пары “паразит-хозяин”. Соболь, атакуя грызуна, выступает как “микрофаг”, но идя на кабаргу (Кучеренко, 1980) – как хищник.

[22]В ПФЭ адаптивность можно оценить *in situ* по уровню дистресса, что согласуется с критерием прогресса В.А.Красилова (1986) - снижение вероятности гибели от внезапного и/или непривычного ухудшения среды. В обоих случаях ненулевой шанс оставить потомство имеют лишь выжившие. Выживаемость предшествует репродукции и уровень дистресса может быть универсальным критерием адаптивности (вплоть до близких классов одного типа).

[23]Физиологическую (в рамках особи) адаптацию “к самому себе”, как следствие рассогласования оптимумов органов и организма выявила Теория функциональных систем (Анохин, 1975). Еще одна причина такого рассогласования - короткие контуры с положительными обратными связями в генных сетях гомеостаза для быстрого запуска системы (Suslov et al., 2002). А.Н. Горбань, открыв эффект группового стресса – корреляция различных физиологических параметров выше при стрессе, чем в норме – смог связать физиологическую адаптацию “к самому себе” и эволюцию функций, но, замыкая ОА на собственную численность и со средой как оптимизирующим тестером. Эта схема оптимизации стрессом требует времени и численности (Gorban et al., 2009). Известны исключения из нее: так, вместо оптимизации покровов и метаболизма индо-малайская харза предпочла на Дальнем Востоке стайную охоту на копытных зимой (Бромлей, 1973), “треясь” мясом жертв. Одна стресс-адаптация (несовершенная терморегуляция) снивелирована другой стресс-адаптацией.

[24]Так, генерализованный ответ на такие стрессоры, как гипер- и гипоосмос, низкие и высокие температуры и давление; радиоустойчивость и засухоустойчивость; гипоксия, голод и ксенобиотики включает общую фракцию генов, причем одни и те же гены могут выполнять разные функции в одной и той же стресс-реакции у разных видов (лит. см. Суслов, Колчанов, 2011).

[25]Этим ПФЭ отлична от эволюции путем сменой функций (Грант, 1991).

[26]Что и показал Шапошников (1965) (скульптура кутикулы тлей) и Аршавский (1982) (кролик-лепорид).

[27]В эту двустадийную схему идеально вписывается эволюция волоконца хлопка. При заживлении ран млекопитающих запускается формирование волосяных фолликулов (большинство резорбируется до образования рубца), то есть комплексы генов раневого стресса пересекается с генами ароморфной маммализации терапсид. Гены стресса найдены среди характерных для эмбриогенеза MADS-генов и паралофов циклинов – регуляторов клеточного цикла (лит. см. Суслов, Колчанов, 2011).

[28]Отсюда, знаменитое “выживание приспособленных” будет тавтологией (Porper, 1976) или “почти тавтологией” (Fisher, 2000) только в СТЭ, определяющей адаптивность как репродуктивный успех данного генотипа в *данной* среде. Утилитарная ценность такой оценки вне сомнений (Грант, 1991, Fisher, 2000), но она адекватна не всегда. Так, ряд насекомых с водной стадией в жизненном цикле, ракообразные типа *Birgus latro*, все вторичноводные птицы и млекопитающие кроме китов, сирен и бегемотов живут (адаптированы) в одной среде, а размножаются - в другой. Их адаптивность можно оценить лишь в среднем, за время *t* (Грант, 1991, Fisher, 2000). Формальная оценка ведет к парадоксу: бегемот (питается на суше) лучше приспособлен к воде, чем утконос, пингвины, тюлени которые не могут в ней размножаться (ряд видов – и спариваться). Между тем, в частности, именно яйцорождение позволило утконосу освоить водную лицензию в маммальной фауне Австралии (Howell, 1930).

[29] Кроме независимых “осборновых” инвазий повторность обеспечивают стресс-устойчивые расселительные или персистирующими стадии жизненного цикла. Стресс-адаптацией часто является устойчивость к собственным не утилизируемым метаболитам. Отбор на стресс-устойчивость может сдвинуть сроки размножения (Трут, 2008), облегчая межвидовую гибридизацию.