

О ЧЕРНОЙ КОРОЛЕВЕ, ПОСТУПАТЕЛЬНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ И ГРУППОВОМ ОТБОРЕ

А. П. РАСНИЦЫН

Палеонтологический институт АН СССР, г. Москва

Хорошо известно, что темпы эволюции весьма неравномерны и значительно меняются как от группы к группе, так и на разных этапах эволюции одной и той же группы.

В одной из своих работ Л. Ван Вален (Van Valen, 1974) показывает, что разные аспекты эволюционного процесса в этом отношении неоднородны, что позволяет выделить два типа эволюции — стандартную и эпистандартную. Стандартная эволюция сравнительно равномерна, ее скорость статистически одинакова в разных группах организмов. Так эволюционирует нуклеотидный состав белков, из-за чего ему нередко приписывают свойство молекулярных часов эволюции. К стандартному типу относится и эволюция количественных и меристических морфологических признаков. Напротив, эпистандартный тип эволюции со скоростью, резко меняющейся во времени и от группы к группе, выражается в изменении в таксономическом составе эволюционирующих совокупностей, процессах усложнения организации, возникновении структурных инноваций, изменении числа хромосом, динамике репродуктивной изоляции популяций.

В другой работе Л. Ван Вален (Van Valen, 1973), анализируя распределение эволюционных скоростей у разных групп организмов, обнаружил, что вероятность вымирания, сильно меняясь с геологическим временем и от группы к группе, не зависит от возраста группы. Это наблюдение позволило Ван Валену сформулировать новый эволюционный закон: действующие условия существования (effective environment) членов любой гомогенной группы (таксона) организмов ухудшаются со стохастически постоянной скоростью. В этой же связи формулируется «гипотеза Черной Королевы» (Red Queen Hypothesis; имеется в виду шахматная королева из «Алисы в зазеркалье» Л. Кэрролла и, в частности, ее слова, что здесь, чтобы оставаться на месте, нужно все время бегать). Гипотеза сформулирована как закон сохранения реализованной абсолютной приспособленности: то, что выигрывает один вид, проигрывают, причем суммарно в том же объеме, другие виды (входящие в тот же или другие биоценозы). Гипотеза справедлива при постоянстве объема ресурсов, чему Ван Вален приводит некоторые свидетельства (Van Valen, 1976). Ущерб, нанесенный преуспевающим видом другим членам ценоза и распределенный между ними, должен быть восполнен ответными приспособлениями, иначе потерпевшие виды могут вымереть. Эти ответы вызывают новую порцию потерь, распределяемую в биоценозе, новые ответы и т. д., т. е. тот самый бег на месте, о котором говорила Черная Королева и который ведет к постоянному ухудшению условий в адаптивной зоне. Отсюда естественно выводятся и независимость вероятности вымирания от возраста группы, и, по моему мнению, постоянство скорости

стандартной, в смысле Ван Валена, формы эволюции. Эту постоянную нагрузку на членов ценоза Ван Вален называет *environmental load*, что я предпочитаю переводить как «ценотический груз».

На этом построения, однако, не кончаются. Л. Ван Вален (Van Valen, 1976) разрабатывает подход к эволюции с точки зрения пространства ресурсов. Он говорит уже об энергетическом подходе, поскольку конечная цель и конечный регулирующий фактор — это трофическая энергия, в общем случае для животных — восстановленный углерод. Другие ресурсы и объекты конкуренции, именуемые суррогатными ресурсами (микроэлементы, пространство для прикрепления, для гнездования, пространство, свободное от хищников, и т. д.), важны лишь постольку, поскольку они позволяют увеличить объем контролируемой трофической энергии. Анализируя понятие трофической энергии, Ван Вален выделяет как наиболее важную ее часть экспансивную энергию, идущую на рост и размножение. Это понятие имеет много общего с биологическим прогрессом, по А. Н. Северцову, хотя различия между ними также существенны. В качестве третьего закона естественного отбора Ван Вален выдвигает утверждение, что естественный отбор на всех уровнях и всех временных шкалах максимизирует ожидаемое количество экспансивной энергии (под первыми двумя законами Ван Вален понимает фундаментальную теорему Фишера и закон Райта, согласно которым естественный отбор максимизирует соответственно приспособленность популяции и ожидаемое число потомков). Затем Ван Вален уточняет третий закон, утверждая, что отбор максимизирует регуляторную энергию, используемую на действие зависимых от плотности механизмов регуляции численности. Это последнее утверждение может восприниматься как неожиданное, хотя мне оно кажется почти очевидным. Действительно, регуляция численности факторами, зависимыми от плотности, именно увеличивающими смертность или уменьшающими размножение с ростом плотности, является единственным гарантом устойчивости популяций и видов в экологическом масштабе времени. Представим популяцию в равновесном состоянии, так что рождаемость уравнивает смертность, но оба эти параметра не зависят от плотности. Малейшее ухудшение условий приведет такую популяцию к вымиранию, так как вызванное им увеличение смертности не будет компенсировано и численность популяции будет пусть медленно, но неуклонно падать. В случае взаимозависимости смертности и плотности при ухудшении условий увеличившаяся смертность уменьшит плотность, что вызовет уменьшение смертности, и популяция вновь стабилизируется на новом, более низком уровне плотности.

Представление о механизмах активной регуляции плотности популяций как о важнейшем параметре, максимизируемом отбором, ассоциируется с концепцией группового отбора, к которой в последнее время распространилось резко отрицательное отношение (Шапошников, 1974; Уиттекер, 1980; и др.). По этому поводу отметим прежде всего, что широкое распространение механизмов, которые в неблагоприятных условиях, а при повышенной плотности популяции и в благоприятных активно замедляют размножение, усиливают эмиграцию с последующей гибелью большинства мигрантов, вызывают стресс и т. д., представляет собой твердо установленный факт (Лэк, 1957; Vinn-Edwards, 1962; Шапошников, 1974; и др.). Обсуждению подлежат лишь условия возникновения этих механизмов, в частности альтернатива группового и индивидуального отбора.

Проблему группового отбора приходится анализировать в двух аспектах: существует ли избирательная элиминация естественных групп особей (популяций, видов, надвидовых таксонов) и каковы ее масштабы и существует ли какая-либо специфика эволюционных эффектов группового отбора.

Вымирание популяций, особенно расположенных на краю видового ареала, с последующим их замещением при восстановлении благоприятных условий представляет заурядное явление даже при краткосрочных (по эволюционным меркам) наблюдениях над современными сообществами. Палеонтологические данные показывают масштабы вымирания групп более высокого ранга: таксоны от вида по крайней мере до семейства в норме обладают геологически короткой продолжительностью существования, для видов измеряемой обычно сотнями тысяч и первыми миллионами лет (Расницын, 1987, табл. 1, 2). Если предположить, что с начала мезозоя на Земле одновременно существовал в среднем 1 млн видов животных и растений (по-видимому, это существенно меньше, чем сейчас) и что среднее время полувывмирания вида (half-life — время вымирания половины наличного числа видов) близко к 5 млн лет (что тоже, скорее всего, занижено), то грубый подсчет дает вымирания минимум 1 млн видов за 10 млн лет, так что с начала мезозоя должны были вымереть многие десятки, если не сотни миллионов видов, миллионы или десятки миллионов родов и т. д. Это, конечно, совсем немного по сравнению с масштабами элиминации особей, но и эффекты, приписываемые групповому отбору, не предполагаются столь же широко распространенными, как результаты индивидуального отбора.

Таким образом, довольно значительная элиминация популяций и даже видов действительно имеет место, а элиминация клонов и семей, которые тоже представляют более или менее естественные группы, еще более широко распространена. Элиминация, конечно, еще не отбор, но у нас нет оснований допускать, что эта элиминация всегда будет неизбирательной, поскольку популяции, как и особи, разнокачественны. Нужно отметить еще, что отбор на групповом (особенно видовом и выше) уровне должен быть и более эволюционно эффективен, чем на индивидуальном, поскольку ему не препятствует тормозящее влияние скрещивания. В результате можно сказать, что групповой отбор имеет место в природе и должен оказывать определенное влияние на ход эволюции, хотя это влияние, скорее всего, будет существенно более слабым, чем у индивидуального отбора.

Второй аспект проблемы, состоящей в опознании результатов группового отбора и оценке их роли в эволюции, также весьма сложен. Можно предположить существование двух основных областей проявления специфических эффектов группового отбора, которые доступны анализу.

Одна область — своеобразие палеонтологически фиксируемого эволюционного процесса, не поддающееся пока иному объяснению. Сюда относится концепция отбора видов (species selection) как альтернативы отбора особей (Stanley, 1975; Gould, Eldredge, 1977). Эволюция, как известно, часто обнаруживает определенную направленность, отраженную в формулировке различных «законов эволюции». В цитированных исследованиях показано, что индивидуальные виды изменяются в самых различных направлениях, а генеральное направление формируется, по-видимому, в результате преимущественной элиминации видов, изменившихся в направлениях, альтернативных генеральному.

Другая область охватывает более обширный круг явлений, интерпретируемых как следы деятельности группового отбора, представляет адаптации, выгодные для особи в долгосрочном плане, но противоречащие ее ближайшим выгодам. Их часто противопоставляют как приспособления, выгодные соответственно для группы и для особи, но это неточно. Особи более всего выгодна максимизация участия ее наследственности в формировании наследственности всех грядущих поколений, и то, что невыгодно ее группе (т. е. увеличивает риск гибели группы вместе со всем потомством данной особи), не

может быть выгодно и для нее самой. Но поскольку отбор оппортунистичен, близорук, он элиминирует все, что проявляет пониженную приспособленность в ближайший момент времени, и сохраняет то, что выгодно сегодня, пусть даже оно впоследствии окажется губительным.

Наиболее очевидным, почти шаржированным в своей откровенности проявлением близорукости отбора представляется явление, описанное Ю. Т. Артемьевым (1981а, б) под названием поступательности размножения, и остается поражаться, как это распространеннейшее свойство живого не было до сих пор осмыслено эволюционной теорией. Поступательность размножения, по Ю. Т. Артемьеву, состоит в том, что изменчивость популяции по признаку плодовитости в условиях обычных колебаний плотности популяции («волн жизни») в фазе подъема обеспечивает значительные преимущества более плодовитым особям и ведет к существенному изменению состава популяции. Но наиболее плодовитые особи обычно отнюдь не наиболее жизнеспособные, поэтому популяция на подъеме численности снижает жизнеспособность, что предвещает последующий популяционный спад, прекрасно демонстрируемый на моделях микробиологических культур (Артемьев, 1981в). В эволюционном аспекте это явление должно играть особо важную роль при колонизации незанятых территорий, как в случае восстановления неустойчивых периферических популяций по окончании периода неблагоприятных условий, так и при заселении совершенно новых территорий в результате более или менее дальних миграций. В обоих случаях длительность неограниченного роста популяции и сопряженные с этим негативные эффекты особенно велики, и не исключено, что неблагоприятный эффект отбора на плодовитость весьма заметно снижает темпы расширения ареалов.

Следует отметить, что, подчеркивая значение поступательности размножения, Ю. Т. Артемьев отказывает ей в праве называться отбором, хотя это отбор (дифференциальное размножение) по определению, только отбор предельно близорукий, негативные последствия которого вполне раскрываются спустя всего несколько поколений.

Несмотря на близорукость отбора, в эволюции порой фиксируются адаптации долгосрочного плана, противоречащие ближайшим потребностям особей, и понять их возникновение и сохранение, не обращаясь к концепции группового отбора, не удастся.

Широкое распространение поступательности размножения предполагает широкое распространение подобных адаптаций, блокирующих эффективность отбора на плодовитость ради устойчивости популяции на более длительных отрезках времени. Эта область исследования еще недостаточно разработана, поэтому могу сослаться только на данные того же автора (Артемьев, 1981а) о повышенной преимплантационной смертности эмбрионов у грызунов в оптимальных условиях, что соблазнительно истолковывать как адаптивную реакцию популяции на повышение ее плотности (регуляторная энергия, по Ван Валену). Так ли это, могут показать лишь будущие исследования, а пока можно констатировать, что наиболее яркие из известных примеров адаптации дальнего прицела вопреки ближайшей выгоде связаны с половым размножением.

Первый пример имеет лишь частное значение, но он весьма нагляден. Речь идет об оленях-«убийцах», т. е. о мутации, превращающей олени рога из турнирного оружия в оружие легкого уничтожения конкурента за самку (Северцов, 1951). Под действием индивидуального отбора эта мутация должна быстро распространиться в популяции, практически исключив из размножения нормальных самцов и одновременно снизив численность популяции настолько, чтобы встречи самцов-«убийц» (с летальным исходом) были достаточно редкими и компенсировались воспроизводством самцов. Аналогичные измене-

ния, морфологические или поведенческие (типа убийства соперника, принявшего позу подчинения), легко представить себе и в других случаях конкуренции за самку, территорию или пищу у хорошо вооруженных животных. Поэтому даже несмотря на повышенную вероятность вымирания таких малочисленных популяций, мы должны были бы часто наблюдать их в природе. В действительности же они, если и встречаются, то редко. Олени-«убийцы» редки, и никаких объяснений этому подобрать не удастся, кроме предположения о существовании какого-то внутреннего запрета на их размножение в популяции, вроде тесного сцепления выгодного, казалось бы, признака строения рогов с какими-то субвитальными факторами. Аналогичные механизмы, препятствующие распространению «нарушителей конвенции» должны, по-видимому, действовать и в других подобных случаях, однако трудно представить себе процесс их возникновения под действием индивидуального отбора. Это едва ли удастся показать даже с помощью весьма изощренной концепции эволюционно стабильной стратегии (Maynard Smith, Price, 1973; Dawkins, 1978). Поэтому редкость подобных нарушителей в реальных популяциях приходится объяснять действием группового отбора.

Теперь обратимся к явлению партеногенеза. Установлено (Fisher, 1930; Мэйнард Смит, 1974), что при облигатно двуполом размножении и при аррентокии (форма партеногенеза, при котором самки развиваются, как при двуполом размножении, а самцы — партеногенетически, из неоплодотворенных яиц) индивидуальный отбор в отсутствие дополнительных ограничений диктует равное производство самцов и самок (точнее, равенство затрат на их производство). Для телитокии, т. е. партеногенетического развития самок из неоплодотворенных яиц, допускающего полный отказ от производства самцов, характерно двукратное увеличение темпа размножения. Здесь индивидуальный отбор будет диктовать вытеснение обоеполоразмножающихся особей партеногенетическими — как в пределах факультативно партеногенетических популяций, так и в таксономических группах, включающих телитокичные и обоеполые виды. Однако хорошо известно, что у аррентокичных перепончатокрылых насекомых соотношение полов очень часто смещено в сторону самок (Claussen, 1962) и что обоеполое размножение устойчиво сосуществует с телитокией как у разных видов одного рода, так и у особей одной популяции (Мэйнард Смит, 1974). Оба эти факта, противоречащие предсказаниям с позиции индивидуального отбора, легко объяснимы с помощью группового отбора, так как и избыток самок, и двуполое размножение имеют несомненные медленно реализуемые преимущества, подхватываемые групповым отбором (в противоположность быстро реализуемым преимуществам паритета полов и телитокии, определяющим направление индивидуального отбора). Действительно, один самец обычно способен оплодотворить много самок, поэтому репродуктивный потенциал популяции должен расти при уменьшении в ней (до определенного предела) доли самцов. Хромосомное определение пола, слишком жесткое для легкого изменения соотношения полов, не способствует реализации этой стратегии, но при аррентокии самка произвольно определяет пол потомства, регулируя доступ спермиев к откладываемому яйцу, и часто имеет место избыток самок. Общеизвестно медленно реализующееся преимущество двуполого размножения — комбинативная изменчивость, значительно повышающая эволюционные потенции популяций и видов.

Дж. Мэйнард Смит (1974), детально проанализировавший проблему двуполого размножения и телитокии, не нашел, однако, убедительного доказательства большой роли группового отбора в сохранении двуполости. Основным аргументом ему служит сам факт устойчивого сосуществования двух форм размножения в популяциях с фа-

культативной телитокней, однозначно доказывающий, что в этих случаях телитокня лишена быстро реализуемого преимущества перед двуполым размножением. Правда, остается совершенно неясным, в чем именно может состоять такое преимущество, уравнивающее очевидный выигрыш телитокни в репродуктивном потенциале. Это важное обстоятельство позволяет усомниться в том, что двуполое размножение само по себе обладает быстро реализуемым преимуществом. Проблеме адаптивности полового размножения издавна уделяется столько внимания, что такое кардинальное его свойство едва ли могло остаться не обнаруженным. Кажется более вероятным, что устойчивое сосуществование двух форм размножения имеет место лишь в тех случаях, когда групповой отбор сумел навязать телитокни, как в случае с оленями-«убийцами», какие-то субвитальные особенности, блокирующие ее преимущества (вероятно, эти особенности в разных случаях различны, что и затрудняет их обнаружение). Конечно, гипотеза навязанной субвитальности пока не подтверждена фактами, но она кажется не менее правдоподобной, чем гипотеза Дж. Мэйнарда Смита.

Устойчивость негативного отношения исследователей к объяснению эволюции с помощью группового отбора субъективно понятна, поскольку тактика следования дальним целям и игнорирования ближних выгод, сопряженных с отдаленными, но более серьезными потерями, всегда считалась прерогативой разумного поведения. Однако существует круг явлений, естественное возникновение которых также казалось невозможным и которые тем не менее быстро получили широкое признание после того, как им было найдено объяснение с помощью альтернативы ближней и дальней выгоды. Счастливым обстоятельством здесь оказалось то, что дальняя выгода в данном случае, как и при поступательности размножения, была лишь немного отдалена и ее влияние могло быть наглядно продемонстрировано и оценено математически. Речь идет о явлении «альтруизма», осмысленном в первую очередь на примере рабочих особей общественных насекомых, которые, оставаясь стерильными, «приносят собственные интересы в жертву нуждам семьи». Оказалось, что никакого альтруизма в узком смысле здесь нет, что рабочая особь, своей деятельностью в семье обеспечивая появление определенного дополнительного числа близкородственных ей размножающихся особей, тем самым обеспечивает себе такой же вклад в наследственность последующих поколений, как если бы вместо этого она выращивала свое собственное потомство (Hamilton, 1964; Dawkins, 1978; Wilson, 1980; Расницын, 1980 г.). Другими словами, репродуктивный успех семьи (а в более широком плане — успех всех близкородственных особей) оказывается для данной особи не менее выгодным, чем ее собственный успех, причем это обстоятельство проявляет себя в период жизни ближайших поколений и сравнительно легко используется отбором. Но различие между предпочтением лишь слегка отдаленной выгоды в случае «альтруистичного» поведения и более отдаленной выгоды в других случаях, включая обсуждавшиеся выше, чисто количественное: чем более отдаленные преимущества противопоставляются ближайшей пользе, тем более крупные группы зависят в своем существовании от решения этой альтернативы и тем меньшее число таких групп конкурируют за победу в борьбе за существование (тем меньше круг объектов отбора и соответственно меньше шансов на успешный отбор и успешное закрепление его результатов). С учетом этой оговорки групповой отбор приходится считать реальным и немаловажным фактором эволюции.

Подводя итоги, можно сказать, что изучение темпов эволюции действительно весьма существенно для развития эволюционной теории, что результаты, полученные в этом направлении Ван Валеном, выглядят правдоподобными, во всяком случае оказывают значительное

стимулирующее действие на эволюционное мышление (равно как и результаты исследований Ю. Т. Артемьева) и что если эволюционные механизмы предполагают в своем действии участие группового отбора, это само по себе не следует рассматривать как свидетельство против реальности таких механизмов.

Литература

- Артемьев Ю. Т. Метод зародышевых деталей при микроэволюционном изучении природных популяций млекопитающих//Микроэволюция. Казань: Казан. фил. АН СССР, 1981а. Вып. 1. С. 5—30.
- Артемьев Ю. Т. Направляющие факторы эволюционного процесса//Микроэволюция. Казань: Казан. фил. АН СССР, 1981б. Вып. 1. С. 31—40.
- Артемьев Ю. Т. Теория популяционных циклов//Микроэволюция. Казань: Казан. фил. АН СССР, 1981в. Вып. 1. С. 41—63.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: ИЛ, 1957. 404 с.
- Мэйнард Смит Дж. Эволюция полового размножения. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Расницын А. П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса)//Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука, 1987.
- Северцов С. А. Эволюция рогов некоторых парнокопытных как турнирного оружия в боях за самку (к вопросу о соотношении полового и естественного отбора)//Северцов С. А. Проблемы экологии животных. Неопубликованные работы. М.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 1. С. 58—96.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистема. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
- Шапошников Г. Х. Взаимозависимость живых систем и естественный отбор//Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35. С. 196—208.
- Шапошников Г. Х. Динамика клонов, популяций и видов и эволюция//Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39. С. 15—33.
- Claussen C. P. Entomophagous insects. Hafner Publ. Co. 1962. 688 p.
- Dawkins R. The selfish gene. Paladin, London; Toronto; Sidney; New York, 1978. 224 p.
- Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. Oxford Univ. Press, 1930. 272 p.
- Gould S. J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered//Paleobiology. 1977. V. 3. P. 115—151.
- Hamilton W. D. The genetical theory of social behavior//J. Theor. Biol. 1964 V. 7. P. 1—52.
- Maynard Smith J., Price G. R. The logic of animal conflicts//Nature. 1973. V. 246. P. 15—18.
- Stanley S. M. A theory of evolution above species level//Proc. Nat. Acad. Sci. 1975. V. 72. P. 646—650.
- Van Valen L. A new evolutionary law//Evol. Theory. 1973. V. 1. P. 1—30.
- Van Valen L. Two modes of evolution//Nature. 1974. V. 259, N 5481. P. 298—300.
- Van Valen L. Energy and evolution//Evol. Theory. 1976. V. 1, N 7. P. 179—229.
- Wilson E. O. Sociobiology. The abridged edition. Belknap Press, Cambridge, Mass. and London, 1980. 366 p.
- Winn-Edwards V. C. Animal dispersion in relation to social behavior. Edinburgh; London: Oliver and Boyd, 1962. 653 p.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
БИОЛОГО-ПОЧВЕННЫЙ ИНСТИТУТ

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ВАВИЛОВСКИЕ ТЕМЫ

Сборник научных трудов

ВЛАДИВОСТОК
1988