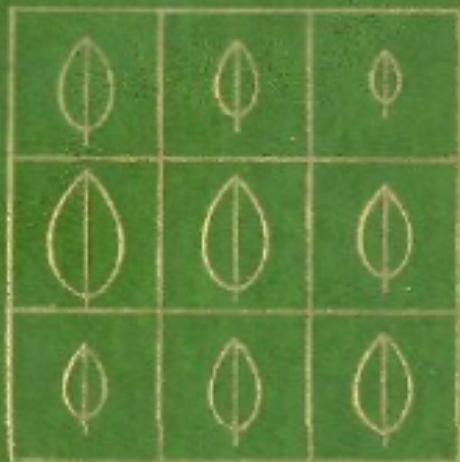


ЭПИАНКА

# ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ



**Э. ПИАНКА**

EVOLUTIONARY ECOLOGY

Second Edition

Eric R. PIANKA

The University of Texas at Austin

Harper and Row, Publishers

New York, Hagerstown, San Francisco, London

**ЭВОЛЮЦИОННАЯ  
ЭКОЛОГИЯ**

Перевод с английского  
канд. биол. наук А. М. ГИЛЯРОВА,  
канд. биол. наук В. Ф. МАТВЕЕВА

под редакцией  
акад. М. С. ГИЛЯРОВА

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР»  
МОСКВА 1981

## Предисловие редактора перевода

### Пианка Э.

П32 Эволюционная экология: Пер. с англ./Перевод Гилярова А. М., Матвеева В. Ф.; Под ред. и с предисл. М. С. Гилярова —М.: Мир, 1981.—400 с. с ил.

В монографии известного эколога из США центральное место отведено принципам популяционной экологии, анализу взаимодействия популяций (главным образом конкуренции и хищничеству) и экологической нише. Рассмотрены также эволюционное значение дрейфа континентов, старение организма, воздействие климата на растительность, биогеография островов.

Для биологов всех специальностей, в первую очередь для экологов, зоологов, ботаников и эволюционистов, для студентов и преподавателей биологических специальностей, а также для широкого круга лиц, соприкасающихся с проблемами окружающей среды.

П 21002—106  
041(01)—81 106—81, ч.

12001050000

ББК 28.08

Редакция литературы по биологии

© 1978 by Eric R. Pianka

© Перевод на русский язык, «Мир», 1981

За последние десятилетия в связи с тем значением, которое международная общественность придает проблемам охраны окружающей среды, резко возрос интерес и биологов и широких масс к проблемам экологии.

Ряд монографий зарубежных экологов, позволяющих судить о направлениях и уровне исследований в разных странах, переведен у нас и опубликован издательством «Мир» — для примера можно назвать капитальную сводку Ю. Одума «Основы экологии» (М.: Мир, 1975), книгу Р. Риклефса «Основы общей экологии» (М.: Мир, 1979) и др. Возникает вопрос, какое место в потоке экологической литературы займет предлагаемая читателю книга Э. Пианки?

Автор известен своими полевыми исследованиями в области популяционной экологии животных, в основном ящериц. В то же время он занимается разработкой общих теоретических проблем экологии. В частности, следует отметить его роль в развитии теоретических представлений безвременно скончавшегося Р. Мак-Артура о нишах, о конкретных взаимодействиях и структуре сообществ, о диффузной конкуренции и др.; эти работы, опубликованные в солидных периодических изданиях, хорошо известны специалистам.

Достоинством книги Пианки (вышедшей в США вторым изданием) надо признать сочетание лаконичности изложения сложного и очень обширного материала с живой и доступной формой его подачи.

Книга особенно интересна тем, что в ней собраны и систематизированы взгляды многих современных американских экологов на такие интересующие исследователей проблемы, как количественная оценка экологических ниш, структура популяций и ценозов, регуляция численности популяций, конкуренция и ее типы, роль отбора в динамике популяций и др.

Представления автора об «эволюционной экологии» отличаются от тех представлений, которые развивались в нашей стране академиком С. С. Шварцем и его школой. В книге Пианки разбираются вопросы о том, как в процессе эволюции возникли и развивались экологические связи и отношения не только в пределах отдельных популяций, но и в целых сообществах. Автор связывает с современными задачами экологии плодотворные идеи Р. Фишера о возникновении у разных форм различных тактик размножения.

В книге приведены несложные формулы, которые доступны даже малоподготовленному читателю и позволяют убедиться в логичности излагаемого материала. Хотя основная часть книги посвящена популяционной экологии, в том числе проблемам взаи-

модействия популяций, экологической нише и структуре сообществ, в ней нашли отражение некоторые вопросы биогеографии, физиологической экологии, климатологии, элементы генетики и т. д. Это позволяет читателю-студенту (книга построена автором на основе его курса лекций) оценить место экологии среди других областей биологии.

Автор придерживается прогрессивных дарвиновских взглядов и много внимания уделяет типам естественного отбора, причем особенно подчеркивает роль стабилизирующего отбора.

В целом можно отметить, что книга Пианки оригинальна по своему построению, интересна по подходам и насыщена доступным материалом, что и позволяет рекомендовать ее не только экологам, но и биологам вообще, в том числе работающим в области прикладной биологии.

*М. С. Гиляров*

*Рональду Фишеру и Роберту Мак-Артуру,  
прозорливость и индуктивный гений которых  
внесли так много в основы современной экологии.*

## Предисловие

Язык вынуждает нас выражать свои мысли в одномерном потоке слов. Однако природа редко бывает столь проста и легко трактуема; наоборот, она имеет много различных измерений. Это особенно справедливо в отношении экологии, так как ее основной предмет включает много сложным образом взаимосвязанных концепций и явлений, относящихся к нескольким уровням организации. Идеального плана или совершенной последовательности изложения представленного здесь материала не существует. Для того чтобы составить себе представление о современной экологии, студенту необходимо усвоить множество идей. Лучше всего, если бы читатель знал все, что содержится в этой книге, еще не начав читать ее! Возможно, наилучшим решением было бы прочитать ее дважды. Для того чтобы помочь читателю следовать другой

линии мысли, отличной от выбранной мной в данной книге, различные главы и разделы содержат перекрестные ссылки.

Еще когда первое издание было в печати, я настолько продвинулся вперед в разработке проблем тактики размножения и теории ниши, что посвященные им разделы стали устаревшими. Помимо коренного пересмотра указанных глав основные изменения, внесенные во второе издание, — это изъятие глав о человеке и его среде и объединение в одну главу ранее разбросанных по всей книге сведений по физиологической экологии (я чрезвычайно признателен Р. Дэспону за предложение сделать это). В гл. 4 под эволюционным углом зрения рассматриваются различные физиологические процессы, в том числе толерантность, сенсорные способности и пути метаболизма; развивается также представление об интегрирующих комплексах адаптации. Упомянутая новая глава позволяет заполнить пробел между материалом о физической среде и взаимодействиях климата с растительностью и материалом по основам популяционной экологии.

Весь текст и ссылки на литературу были приведены в соответствие с современным уровнем знаний. Основательно пересмотрены и расширены за счет новых данных разделы, касающиеся диффузной конкуренции, гипотезы перекрывания ниш, преходящих видов, матриц ресурсов, структуры гильдий, криволинейных конкурентных изоклин, альтернатив коэффициентам конкуренции, матриц перехода, взаимодействий хищник — жертва (в этом разделе были дополнительно освещены вопросы нейтральной устойчивости, предельных циклов и типы функциональных реакций), простых уравнений и графических представлений симбиоза, устойчивости сообществ. В книгу был добавлен также новый раздел, посвященный прикладной биогеографии и охране природы. Значительно больше внимания по сравнению с первым изданием удалено расследованиям и взаимоотношениям растений с животными, в частности обсуждаются вопросы, касающиеся расположения листьев и величины листовой поверхности, вторичной сукцесии, видового разнообразия деревьев в тропическом дождевом лесу и защитной тактики криптических и заметных видов растений.

Пожалуй, наиболее серьезная критика по поводу первого издания данной книги, если не принимать во внимание замечание, сделанное в частном порядке одним талантливым молодым экологом, который назвал периодическую таблицу ниш чепухой (что, быть может, на самом деле и правда), касается того, что недостаточно критическое преподнесение в книге литературы может способствовать «превращению сегодняшних гипотез в завтрашнюю догму». Я надеюсь, что это все-таки не так. Если задача эlementарного учебника — сообщить читателю общие представления и основные принципы науки, то в нем следует умолчать о некоторых областях, полных спорных вопросов и непроверенных идей. В противном случае студент будет смущен и сбит с толку. Более того,

по-настоящему критическое изложение всей литературы потребовало бы такой толстой книги, что она уже совершенно не соответствовала бы задуманному мной краткому курсу. Наилучший способ признать и оценить литературу — это прочесть ее. Здесь я постарался дать неполный, но, надеюсь, все-таки солидный фундамент, с которого читатель может окунуться (или прыгнуть!) в обширное море оригинальной литературы по экологии. Эта книга — результат того, что смешалось и выкристаллизовалось во мне относительно фактов, идей и принципов, которые я считаю существенными; она представляет собой остаток основательного просеивания и сортировки большого количества идей и фактического материала. Я использую абстрактный и концептуальный подходы, стараясь дать общие представления о предмете исследования. Более чем что-либо другое, эта книга — часть меня самого, та часть, которая отражает определенную внешнюю реальность, общую для всех нас.

Я очень признателен своим студентам за помощь, которую они мне оказали, временами просто вынуждая меня прояснить идеи и улучшать качество их изложения. На мое собственное мышление оказали существенное влияние мои ученики, учителя и коллеги, особенно Т. Фразетта, Дж. Жиллеспи, Г. Хорн, Р. Хью, Л. Лоулор, Р. Мак-Артур, У. Нейл, Г. Орианс, Д. Отт, Р. Пейн, У. Паркер, Дж. Шелл, К. Смит и М. Уилсон. Мне особенно хотелось бы выразить благодарность Г. Ориансу и моей жене Элен за внимательное прочтение чернового наброска первого издания и многочисленные ценные предложения, касающиеся его улучшения. Много пенных замечаний сделали также Дж. Эвис, Э. Чарнов, Л. Коул, Р. Дэпсон, П. Эрлих, Р. Хью, Л. Лоулор, Т. Шёнер, Э. Треймер, Р. Уиттэкер, Г. Уилбур и Э. Уилсон. Этот проект вряд ли когда-нибудь был бы осуществлен без одобрения, полученного мною от Э. Крамер.

Э. Пианка

## Введение

### ОБЛАСТЬ ЭКОЛОГИИ: ОПРЕДЕЛЕНИЯ И ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ

Экологи, подобно всем другим ученым, исходят из допущения, что природа представляет собой некую организованную реальность и что можно сформулировать некоторые принципы, которые будут адекватно отражать этот естественный порядок вещей. Важный, имеющий фундаментальное значение способ систематизации биологических явлений — это простое перечисление, подобное перечислению, принятому в классификации организмов или биотических сообществ. Например, можно выделить разные экологические системы: тундру, пустыню, прерию, саванну, листвопадный и хвойный лес, дождевой тропический лес. Экология родилась преимущественно как описательная наука, и ее основатели тратили большую часть времени на описание, определение и классификацию разнообразных экологических явлений. Этот процесс послужил необходимой предпосылкой для развития современной экологии. Последняя же, твердо базирующаяся на огромном числе ранее собранных сведений описательного характера, стремится к разработке общих теорий, прогностические возможности которых могли бы быть использованы для предсказания событий реального мира. В настоящее время экологи стремятся в общих чертах понять и объяснить происхождение и механизмы взаимодействий организмов как друг с другом, так и с неживой природой. При разработке подобных общих теорий экологи создают «модели» отдельных явлений, на основе которых могут быть сделаны прогнозы, доступные для проверки. Если прогноз не сбывается, то модель либо исправляют, либо отбрасывают. Те модели и теории, которые недостаточно хорошо совпадают с действительностью, постепенно заменяются другими моделями, лучше отражающими реальный мир. Чрезвычайная сложность экологических систем требует применения графических и математических моделей в такой мере, что современные экологи подчас используют математику в своей работе не меньше, чем биологию. Однако разработка разумных экологических принципов в равной мере зависит и от того, что можно было бы назвать «биологической интуицией». И уж конечно, ничем нельзя заменить основы естественной истории. Вряд ли следует ожидать, что даже самые изящные и сложные модели правильно отобразят окружающий нас мир, если в их основе лежат ошибочные биологические допущения. Следовательно, для понимания

экологии необходимо обладать определенными знаниями в области биологии и математики, а также иметь всестороннюю научную подготовку.

Экология и окружающая среда — слова, часто встречающиеся в последних новостях и в популярных статьях, где они почти неизменно связываются с проблемой взаимоотношений человека и окружающей его среды. Этими понятиями нередко даже злоупотребляют, особенно в политических и других целях. Многие подразумевают под словом «экология» прежде всего экологию человека. Каждый год я начинаю курс лекций для студентов с разъяснения того, что научные основы экологии не являются синонимами изучения влияния человека на его собственное окружение и на другие организмы, а включают на самом деле гораздо более широкий круг вопросов. Тем не менее всегда находятся студенты, которые жалуются на недостаток «экологии» в моих лекциях — наверное, они чувствуют, что некоторым, особенно острым проблемам, связанным с разрушительной деятельностью человека, в них уделяется слишком мало места. Определенные проблемы, с которыми мы сегодня сталкиваемся, наглядно демонстрируют, что может произойти в результате неразумного использования экологических систем, идущего вразрез с главными экологическими принципами. Содержание этой книги на самом деле имеет отношение к экологии человека, однако главное внимание в ней уделено *основным законам общей экологии*, в частности тем, которые приложимы к теории естественного отбора или могут интерпретироваться с ее позиций. Основным концепциям и принципам отведено больше места, чем описанию деталей, но для желающих подробнее ознакомиться с конкретными проблемами в конце каждой главы приведены ссылки на литературу.

Экологии давали самые разные определения, например «научная естественная история», «наука о структуре и функции природы», «социология и экономика животных», «биономика», «наука о распределении и обилии организмов» и «наука о взаимоотношениях между организмами и окружающей их средой». Последнее из приведенных определений, вероятно, наилучшее, если понимать под окружающей средой *сумму всех физических и биологических факторов, оказывающих влияние на конкретную организменную единицу*. Вместо выражения «организменная единица» можно употребить такие термины, как «особь», «семейная группа», «популяция», «вид» или «сообщество». Таким образом, мы вправе использовать понятие «окружающая среда» по отношению как к особи, так и к целой популяции, но для ясности следует всегда специально оговорить, какая конкретная организменная единица имеется в виду. Среда обитания особи содержит меньше элементов, чем среда обитания популяции, которая в свою очередь является только частью среды вида или сообщества. Для того чтобы избежать порочного круга в приведенных выше формулировках, эко-

логию лучше всего определить как науку, изучающую *отношения между организмами и всеми физическими и биологическими факторами, в совокупности воздействующими на данные организмы или находящимися под влиянием последних*. Таким образом, экологи, начав с организма, пытаются понять, как он влияет на свое окружение и как в свою очередь окружение влияет на него.

В понятие среды входит все — от солнечного света и дождя до почвы и других организмов. Для организма среда обитания — это не только растения и животные, с которыми он непосредственно сталкивается (пищевые объекты, деревья для гнездования, хищники и конкуренты), но и чисто физические процессы, например суточные колебания температуры, а также неорганические вещества, как, например, кислород и углекислый газ. Последние из перечисленных компонентов могут находиться под воздействием других организмов, которые косвенно составляют элемент среды первого. Наличие любой слабой связи или взаимодействия между двумя организменными единицами подразумевает, что каждая из них представляет собой часть среды другой.

Поскольку почти все организмы, населяющие какую-либо конкретную территорию, связаны прямыми или косвенными взаимодействиями, биотический компонент среды для подавляющего большинства организмов крайне сложен. Соединение этой чрезвычайной сложности с многогранным физическим окружением преобразует экологию в науку, охватывающую чрезвычайно широкий круг вопросов. Нет другой такой дисциплины, которая искала бы объяснений для столь многообразных явлений и на столь большом числе разных уровней. Как следствие этого экология вобрала в себя некоторые аспекты многих других наук, например физики, химии, математики, оперирования с вычислительной техникой, географии, климатологии, геологии, океанографии, экономики, социологии, психологии и антропологии. Строго говоря, экологию следует считать отраслью биологии; и ученые-экологи пытаются связать такие разделы биологии, как эволюционное учение, генетику, систематику, морфологию, физиологию, этологию, а также ее таксономические подразделения: альгологию, энтомологию, ихтиологию, герпетологию, маммологию и орнитологию. Иногда «экологию растений» отделяют от «экологии животных» и хотя разделение это претендует на фундаментальность, оно в высшей степени неудачно: растения и животные неизбежно составляют часть среды обитания друг друга и их экологию всегда следует рассматривать вместе. В последнее время взаимодействие животных и растений стало объектом серьезных теоретических и полевых исследований. Другая перспективная область современной экологии находится на стыке популяционной генетики и популяционной экологии: по мере того как принципы и теории каждой из этих дисциплин, взаимодействуя друг с другом, постепенно сливаются, возникает много новых подходов к изучению популяций..

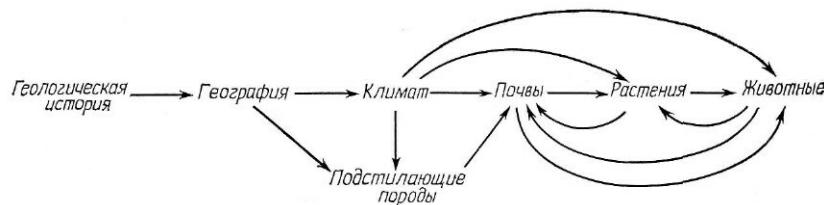


Рис. 1.1. Схема объектов, изучаемых экологией в их естественной последовательности от неорганического мира к органическому. К этой схеме можно добавить много других стрелок, указывающих на прямые и обратные связи, но они будут уже иметь второстепенное значение. Гл. 2 посвящена геологической истории Земли, географии и климату; в гл. 3 кратко рассмотрены взаимоотношения между климатом, почвами и растительностью, а в гл. 4 показано, как животные взаимодействуют со своим физическим окружением. Остальные главы посвящены взаимодействиям между растениями и животными, особенно на уровне популяций и сообществ.

Совершенно очевидно, что ни один эколог не может быть квалифицированным специалистом одновременно во всех разделах этой всеобъемлющей науки, поэтому существует много разных специалистов-экологов, перед которыми открыты широкие перспективы изучения разнообразных объектов. Широта экологии в сочетании с ее молодостью и важностью для встающих перед человечеством проблем делают ее весьма привлекательной и захватывающей областью науки, перед которой открываются реальные возможности для дальнейшего роста и совершенствования. Молодые науки, и особенно комплексные биологические науки, подобные экологии, можно назвать «мягкими» в том смысле, что они не столь точны, как более старые и более устоявшиеся «жесткие» науки, например химия и физика. По мере своего развития каждая наука становится все более абстрактной, а ее гипотезы оттачиваются и совершенствуются до тех пор, пока в конце концов не достигнут статуса «законов», подобных известным нам законам химии и физики. В экологии в настоящее время мало твердо установленных законов, но много гипотез, проверка которых потребует еще немалого труда. Наиболее заслуживает статуса «закона» концепция *естественного отбора*, распространяющаяся на все отрасли биологии (см. с. 18–21).

Естественная последовательность, которой следует придерживаться при рассмотрении предмета экологии,— от неорганического мира к органическому— показана на рис. 1.1, где компоненты экологической системы располагаются слева направо в порядке все возрастающей сложности. В этой книге миру организмов уделено гораздо больше внимания, чем миру неживых объектов.

В каждом конкретном месте климат, почвы, бактерии, грибы, растения и животные в совокупности составляют *экосистему*. Таким образом, любая экосистема состоит как из абиотических

(неживых), так и биотических (живых) компонентов. Все биотические компоненты, т. е. организмы взятые вместе, образуют экологическое *сообщество*. Абиотические компоненты подразделяются на неорганические и органические, тогда как среди биотических обычно выделяют производителей, консументов и деструкторов. Производители, или, как их иногда называют, *автотрофы*,— это зеленые растения, улавливающие солнечную энергию и переводящие ее в энергию химическую. К консументам, или *гетеротрофам*, относят всех животных, питающихся как растениями, так и другими животными. Следовательно, в энергетическом отношении все гетеротрофы прямо или косвенно зависят от растений. Различают несколько уровней консументов (первичные, вторичные, третичные) в зависимости от того, поедают ли они непосредственно растения, травоядных животных или хищников. Деструкторы, также относящиеся к гетеротрофам, — это чаще всего бактерии и грибы; функция деструкторов в экосистеме состоит в расщеплении вещества растений и животных на более простые компоненты и, таким образом, в возвращении биогенных элементов автотрофам. Следовательно, деструкторы важны для замыкания круговорота веществ в экосистеме.

Как уже указывалось выше, растения и животных в экосистеме можно рассматривать на нескольких различных уровнях, например на уровне особи, семейной группировки, популяции и сообщества (в последующих главах описаны все организменные уровни организации, но наибольшее внимание уделяется популяциям). Ни един из этих уровней организации нельзя по-настоящему понять изолированно от других, так как все они взаимосвязаны и влияют друг на друга. Поскольку каждая особь одновременно входит в состав популяции, вида и сообщества, она должна быть приспособлена к функционированию на каждом из этих уровней и должна рассматриваться в соответствующем контексте. Приспособленность особи — ее способность увековечить себя, оцениваемая успехом размножения, — определяется не только ее положением в пределах своей популяции, но также теми разнообразными связями, которые осуществляет тот вид, к которому она относится, и прежде всего местом последнего в конкретном сообществе. Каждое сообщество в свою очередь состоит из ряда популяций и большого числа особей, определяющих многие, хотя не обязательно все его свойства. На каждом уровне организации появляются новые важные качества, не свойственные предыдущему уровню. Так, например, особи характеризуются своей неизменной генетической природой и тем, что они живут или умирают, тогда как популяции характеризуются частотами генов, скоростью рождаемости и смертности. Все эти (и другие) свойства популяции изменяются во времени, по мере того как с изменениями окружающей среды изменяется состав популяции.

## ОСНОВЫ МЕНДЕЛЕВСКОИ ГЕНЕТИКИ

Хотя для оценки многих популяционных и экологических явлений знание основ генетики не обязательно, иногда оно может оказаться полезным, а в некоторых случаях совершенно необходимым. Когда Дарвин (1859) развивал свою теорию естественного отбора, еще были не известны точные законы наследственности, сформулированные немного позднее (Мендель, 1865). В соответствии с взглядами, принятыми в его время, Дарвин признавал механизм *слитной наследственности*. Согласно этой гипотезе, при половом размножении генетический материал обоих родителей смешивается в их потомстве, которое в генетическом отношении оказывается промежуточным между своими родителями. При этом генетическое разнообразие, если только оно постепенно не создается вновь, быстро утрачивается. Условия слитной наследственности и случайного скрещивания приводят к тому, что в каждом поколении генетическое разнообразие сокращается наполовину. Чтобы объяснить поддержание этого генетического разнообразия, которое наблюдается у многих организмов, Дарвин был вынужден постулировать крайне высокие скорости мутирования (Fisher, 1930), однако он отчетливо сознавал, что законы наследственности изучены явно недостаточно. Открытие Менделя корпускулярной наследственности было одним из основных переломных пунктов в биологии.

Мендель, проводя свои опыты по скрещиванию различных форм гороха, обратил особое внимание на изменение во времени одного признака. Он располагал двумя разновидностями гороха, которые при разведении в чистоте всегда давали растения только с желтыми или соответственно только с зелеными семенами. Когда чистолинейный зеленый горох скрещивали с чистолинейным желтым, все потомство в первом поколении ( $F_1$ ) имело желтые семена. Однако если растения первого гибридного поколения ( $F_1$ ) скрещивали друг с другом или подвергали самоопылению, то около четверти всех особей второго поколения ( $F_2$ ) имели зеленые семена. Более того, лишь около трети растений  $F_2$ , имеющих желтые семена, при дальнейшем разведении давали только желтые семена; остальные две трети при самоопылении давали некоторое число потомков с зелеными семенами. Все растения с зелеными семенами продуцировали потомков, дающих только зеленые семена. Мендель предложил очень простую гипотезу для объяснения своих результатов и, оперируя иными признаками, провел еще много опытов по скрещиванию гороха, результаты которых согласовывались и подтверждали предложенное объяснение. Последующая работа укрепила его гипотезу, хотя привела также к некоторым модификациям и усовершенствованиям. Мендель постулировал, что каждое растение гороха имеет двойную дозу «признака», определяющего цвет семян, но что только одинарная доза переда-

ется в каждую из половых клеток или гамет (каковыми являются клетки пыльцы, сперматозоиды и яйцеклетки). Растения чистой линии, имеющие идентичные дозы, производят генетически идентичные гаметы с одинарной дозой; вместе с тем растения первого гибридного поколения  $F_1$ , имеющие по две разнотипные дозы, производят равные количества гамет двух типов, несущих в себе свойство образовывать только зеленые или только желтые семена. Но поэтому все растения гибридного поколения  $F_1$  образуют желтый или зеленый цвет семян, объединены в одном организме, то действие той из них, которая обуславливает желтый цвет, всегда маскирует действие другой, ответственной за зеленый цвет. Именно поэтому, все растения гибридного поколения  $F_1$  образуют желтые семена, а некоторые растения  $F_2$  при самоопылении дают потомков с зелеными семенами. Все растения с зелеными семенами, содержащие двойную дозу свойства быть зелеными, при дальнейшем разведении давали потомков только с зелеными семенами.

Современная терминология для обозначения различных элементов менделевской теории наследственности следующая: 1) «свойство» («доза»), определяющее отдельный признак, называется *аллелем*; 2) его положение в хромосоме (см. ниже) называется *локусом*; 3) одинарная «доза» — это *гаплоидное* состояние, обозначаемое  $n$ , а двойная доза — *диплоидное* состояние, обозначаемое  $2n$  (полиплоиды, например триплоиды и тетраплоиды, обозначаются большими числами); 4) совокупность альтернативных аллелей, которые могут встречаться в данном локусе, называется *геном* (у одной диплоидной особи могут быть только два аллеля, но в любой популяции их может быть больше); 5) диплоидные особи чистой линии с идентичными аллелями называются *гомозиготными* по рассматриваемому признаку; 6) особи с двумя различающимися аллелями, подобные поколению  $F_1$  у рассмотренных выше растений, называются *гетерозиготными* по рассматриваемому локусу; 7) аллель, маскирующий проявление другого аллеля, называется *доминантным*, а тот, действие которого маскируется, — *рецессивным*; 8) несцепленные аллели при образовании гамет разделяются или *распределяются независимо* друг от друга; 9) в каждом случае скрещивания гетерозиготных или двух гомозиготных по разным аллелям особей новые сочетания аллелей возникают в последующем поколении путем *свободного комбинирования* генетического материала; 10) внешние признаки особей, подобные желтому или зеленому цвету семян в вышеприведенном примере, — это компоненты его *фенотипа*, который включает в себя все внешне проявляющиеся особенности организма; 11) сумма всех генов организма — это его *генотип*, определяющий, размножаются ли его потомки в чистоте.

У некоторых организмов встречаются иногда пары аллелей с *неполным доминированием*. В этих случаях фенотип гетерозигот

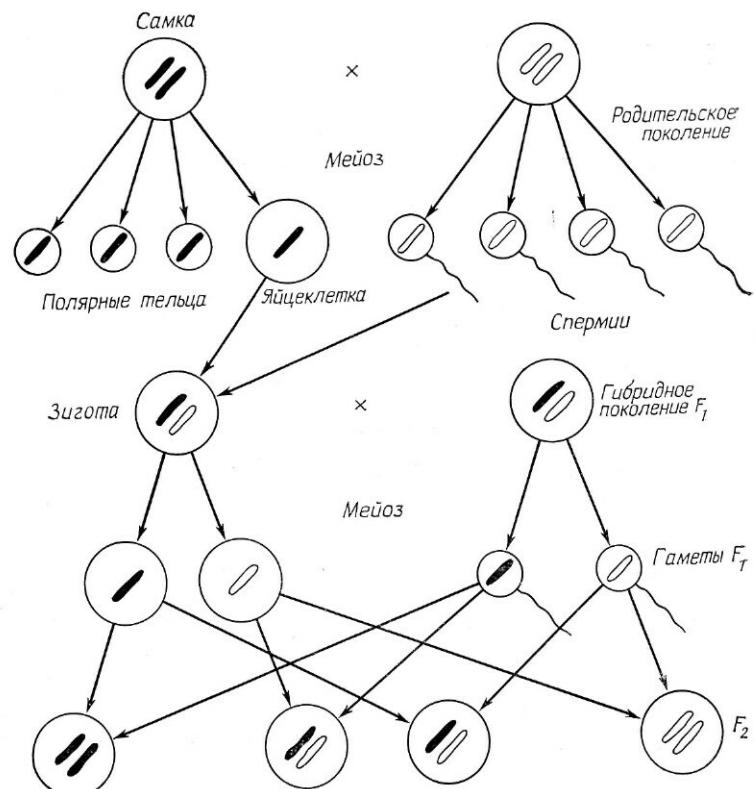


Рис. 1.2. Схема, показывающая, как в процессе деления клеточного ядра геномы родителей распределяются по половым клеткам и снова соединяются посредством рекомбинации во втором ( $F_2$ ) поколении. Для простоты изображена только одна пара хромосом и опущены сложные процессы редукционного деления (мейоза).

занимает промежуточное положение между фенотипами гомозигот, т. е. фенотип в точности соответствует генотипу, и наоборот. По-видимому, аллели, дающие преимущества их обладателям, со временем обычно становятся доминантными, поскольку доминирование обеспечивает использование преимуществ, даваемых данным аллелем, максимальным числом потомков. Очевидная редкость явления неполного доминирования также свидетельствует в пользу того, что в эволюции чаще развивалось полное доминирование. Более того, аллели так называемого дикого типа, преобладающие в природных популяциях, почти всегда доминируют над другими аллелями того же локуса. Генетики предложили многочисленные теории «эволюции доминирования», однако в деталях проблему эту еще нельзя считать разрешенной.

Цитологическое изучение специально приготовленных препаратов клеточных ядер блестяще подтвердило гипотезу Менделя. (рис. 1.2). В ядрах клеток были обнаружены различные под микроскопом удлиненные плотные образования — хромосомы, содержащие собственно генетический материал — дезоксирибонуклеиновую кислоту (ДНК). У большинства видов ядра диплоидных, клеток, как зиготы (оплодотворенной яйцеклетки), так и соматических (клеток тела), содержат одно и то же число хромосом, хотя у разных видов число это может широко варьировать — от двух у некоторых членистоногих, до сотен у некоторых растений. В диплоидных клетках всегда существуют и обычно четко различаются, пары сходных между собой гомологичных хромосом, однако гаметы содержат лишь половину общего числа хромосом (за исключением гамет полиплоидов), и среди этих хромосом нет гомологичных. Таким образом, гаплоидные клетки содержат только по одному полному набору различных хромосом и аллелей, или по одному геному, тогда как диплоидные клетки содержат двойные наборы. Когда в процессе редукционного деления (мейоза) диплоидные клетки гонад дают начало гаплоидным гаметам, гомологичные хромосомы расходятся по разным гаметам. Позже, когда гаметы самца и самки сливаются, образуя диплоидную зиготу, дающую в дальнейшем новый диплоидный организм, гомологичные хромосомы снова оказываются объединенными в одной клетке.. Следовательно, у каждого диплоидного организма один из геномов имеет отцовское происхождение, а другой — материнское.. Поскольку каждый член пары гомологичных хромосом отделяется от своего гомолога независимо от других пар, хромосомы предыдущего поколения перетасовываются при каждом редукционном делении. Таким образом, генетический материал регулярно перераспределяется и смешивается посредством взаимосвязанных процессов мейоза и слияния гамет.

В каждой хромосоме располагается много различных локусов и систем аллелей. Два различных признака, контролируемые разными аллелями, локализованными в одной хромосоме, не разделяются строго независимо, а, как показывает статистическая проверка, оказываются связанными друг с другом, демонстрируя явление *сцепления генов*. Во время мейоза гомологичные хромосомы могут обмениваться своими участками посредством кроссинговера, в результате чего происходит *рекомбинация*. Поскольку частота кроссинговера зависит от расстояния между отдельными локусами в хромосоме, генетики могут использовать кроссинговер для «картирования» хромосом. Благодаря тесному сцеплению цепные блоки статистически связанных аллелей могут передаваться потомству как функционально интегрированные единицы «коадаптированных» генов.

У многих организмов пол определяет единственная пара так называемых *половых хромосом*. Остальные хромосомы, не участ-

вующие в определении пола, называются *аутосомами*. Одна из гомологичных половых хромосом обычно меньше другой. В диплоидном состоянии особь, гетерозиготная по половым хромосомам, — *гетерогаметная*. У млекопитающих самцы являются гетерогаметным полом, обладая парой половых хромосом XY, а самки — гомогаметным полом, несущим пару половых хромосом XX. Поскольку скрещивание самца с самцом невозможно, гомозиготные генотипы YY никогда не встречаются. У птиц и некоторых других групп организмов гетерогаметный пол представлен самками.

## ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

Теория естественного отбора — это, по сути дела, фундаментальная обобщающая теория жизни, и для понимания современной экологии необходимо ее полное признание. Естественный отбор — столь же реальный «факт», как и все другие явления биологии, включая и те, которые изучаются менделевской генетикой. Хотя в науке не существует такого понятия, как «доказательство» (за исключением математики с ее заранее принятыми постулатами), в течение последнего столетия было собрано множество фактических данных, свидетельствующих в пользу теории естественного отбора.

Концепция естественного отбора не сложна, но ее часто понимают неправильно. Наиболее обычная ошибка — это приравнивание естественного отбора к эволюции. Однако данные понятия отнюдь не синонимы: под эволюцией понимается любое изменение, происходящее во времени, а естественный отбор представляет собой конкретный способ, посредством которого эти изменения происходят. Помимо естественного отбора существуют и другие механизмы эволюции, например такие, как наследование приобретенных признаков, поток генов, мейотический драйв и дрейф генов. Другая часто встречающаяся ошибка — утверждение, что естественный отбор действует главным образом благодаря различиям в частоте смертности организмов, или благодаря *дифференциальной смертности*.

Отбор может происходить и в гораздо более слабой и незаметной форме. В любом случае, когда один организм оставляет более удачливое, чем у других, потомство, его гены со временем начинают доминировать в генофонде популяции. В устойчивой популяции генотип, оставляющий меньше потомства, в конце концов должен элиминироваться, если только у него не возникает каких-либо преимуществ, связанных с малочисленностью. В итоге **естественный отбор действует только посредством дифференциального успеха в размножении**. Дифференциальная смертность может иметь селективное значение лишь в той степени, в какой она приводит к разнице в количестве потомков, производимых отдельными особями.

Использование Дарвином таких выражений, как «борьба за существование» и «выживание наиболее приспособленных», имело довольно печальные последствия. Под влиянием этих выражений люди представляли себе природу как мир, живущий по волчьим законам, и считали такие явления, как хищничество и драки за пищу, преобладающими способами отбора. Естественный отбор слишком часто трактовали, исходя из понятия дифференциальной смертности, а наиболее сильных и быстрых особей рассматривали как имеющих селективное преимущество по сравнению с более слабыми и не такими быстрыми. Однако если бы это было так, то представители каждого вида становились бы все более мощными и более быстрыми. Однако такого не наблюдается, следовательно, должен происходить отбор, ограничивающий возрастание силы и скорости.

Излишняя агрессивность не приносит пользы животному. Крайне агрессивный индивидуум тратит так много времени и энергии на преследование других животных, что у него в сравнении с другими особями остается мало времени на поиск брачного партнера и на размножение, в результате чего он в среднем оставляет меньше потомков. Аналогичное явление наблюдается и в том случае, когда индивидуум занимает крайне подчиненное положение и расходует слишком много времени и энергии, спасаясь от преследования со стороны других животных. В *стабильных* условиях *промежуточные* варианты в популяции оставляют в среднем больше потомков, чем крайние фенотипы. Про такие варианты мы говорим, что они более «приспособленные», считая при этом, что «приспособленность» особи измеряется той долей, которую составляют ее гены от общего генофонда популяции. Отбор такого рода, который постоянно отбрасывает крайние варианты и стремится поддерживать неизменным некоторый промежуточный или средний фенотип, называется *стабилизирующим отбором* (рис. 1.3, Л). В неизменной среде генетические рекомбинации в каждом поколении увеличивают изменчивость популяции, а стабилизирующий отбор снижает ее приблизительно до уровня изменчивости предыдущего поколения.

Однако в *изменяющейся* среде средние индивидуумы (модальные фенотипы) могут оказаться не наиболее приспособленными. В подобном случае происходит *направленный отбор*, сдвигающий средний тип популяции в направлении к новому фенотипу (рис. 1.3, Б), лучше адаптированному к изменившимся условиям среды. В конце концов, если среда уже более не меняется, посредством стабилизирующего отбора достигается новое равновесие, соответствующее новым условиям.

Третий тип отбора, называемый *дизретивным отбором*, проходит тогда, когда два или большее число фенотипов, обладающих высокой приспособленностью, разделены промежуточными фенотипами, характеризующимися пониженной приспособленно-

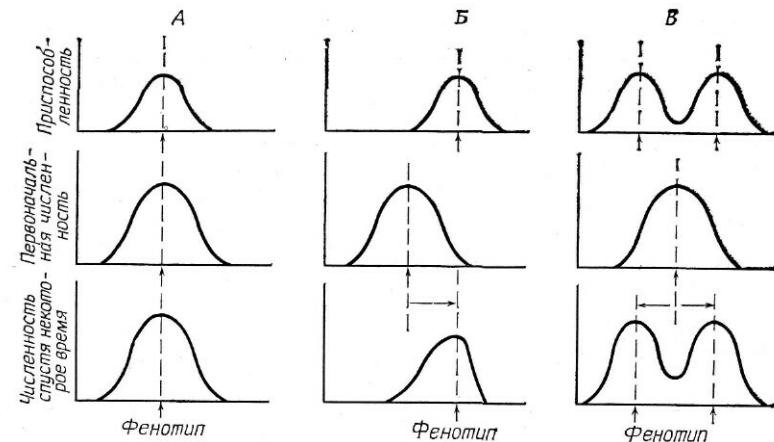


Рис. 1.3. Схема трех типов отбора. *А*. Стабилизирующий отбор, происходящий в стабильной среде и поддерживающий модальный фенотип неизменным. *Б*. Направленный отбор, происходящий в изменяющейся среде и приводящий к сдвигу модального фенотипа. *В*. Дизруптивный отбор, способствующий образованию двух и более модальных фенотипов и происходящий в гетерогенной среде, где можно выделить по крайней мере два разных типа местообитаний.

стью (рис. 1.3, *В*). Подобное явление наблюдается обычно в явно гетерогенных средах с дискретным числом разных «пятен». Дизруптивный отбор представляет собой тот механизм, который формирует и поддерживает в популяции полиморфизм, в частности — полиморфизм некоторых насекомых в отношении зеленой и коричневой окраски (см. гл. 6). Так, например, существуют определенные виды бабочек (бабочки-листовидки), напоминающие листья, причем в одной популяции могут встречаться зеленые и коричневые особи, маскирующиеся под живые или мертвые листья. Благодаря соответствующему поведению и выбору подходящих мест отдыха каждый из указанных фенотипов обладает относительно высокой приспособленностью, тогда как промежуточный между ними фенотип хуже соответствует своему окружению и характеризуется значительно меньшей приспособленностью.

Хотя на самом деле естественный отбор оперирует с фенотипами особей (так как приспособленность организма определяется непосредственно всем его фенотипом), эффективность отбора в изменении состава популяции зависит от наследуемости фенотипических признаков, или, иначе говоря, определяется той частью общей изменчивости, которая связана с генотипом. Поскольку признаки, не обусловленные генами, не наследуются, дифференциальное размножение фенотипов, обладающих такими непередаваемыми потомству признаками, не способно изменить генофонд популяции. Различные генотипы часто могут иметь очень сходные фенотипы и соответственно обладать сходной приспособленностью.

Отбор может даже благоприятствовать аллелям, которые «хорошо смешиваются» и хорошо взаимодействуют с широким кругом других генов, повышая приспособленность своих носителей (Мауг, 1959). Естественно, что возможна и обратная картина — идентичные генотипы могут давать чрезвычайно разные фенотипы (см. также с. 237—238).

Здесь уместно, однако, несколько предостеречь читателя. Чесчур рьяные поклонники естественного отбора иногда привлекают его для объяснения тех или иных биологических явлений *post factum*, утверждая, например, что животное «ведет себя так, а не иначе потому, что такое поведение увеличивает его приспособленность». Концепция естественного отбора, истолкованная подобным образом, может привести к неверным выводам. Ее популярность и могущество заставляют думать, что почти любое наблюдаемое явление можно считать результатом отбора, хотя на самом деле юно таковым может и не быть. В подобных доводах есть, следовательно, реальная опасность порочного круга, что всегда приводит к необходимости рассматривать альтернативные объяснения всевозможных биологических явлений. Некоторые примеры естественного отбора читатель найдет на с. 238—239.

#### САМОРЕПЛИЦИРУЮЩИЕСЯ МОЛЕКУЛЯРНЫЕ КОМПЛЕКСЫ

Жизнь началась с первого самореплицирующегося молекулярного комплекса, а как только появляется некий комплекс молекул, способный к самовоспроизведению, вступает в действие естественный отбор. Поскольку ни одно из копирующих устройств не является совершенным, некоторые варианты образовавшихся молекулярных комплексов оказываются лучше других по своей способности выживать и самореплицироваться в конкретных условиях внешней среды. По мере того как ресурсы истощаются, между различными самореплицирующимися единицами может возникнуть конкуренция, и спустя некоторое время худшие варианты, вероятно, вымрут. Таким образом, одни молекулярные единицы максимально увеличивают собственную численность за счет других единиц. На протяжении всего периода, в течение которого изначально простые самореплицирующиеся единицы становились все более и более совершенными, достигнув в конце концов сложной формы современных организмов, действовали одни и те же принципы естественного отбора. Следовательно, мы можем сделать определенные заключения о жизни независимо от знания точного механизма репликации. Например, если бы на Марсе или какой-либо далекой планете оказались бы самореплицирующиеся молекулярные комплексы, тот факт, что они, возможно, не будут подчиняться законам менделевской генетики, не лишил их основных свойств представителей живой материи. *Естественный отбор и конкуренция — неизбежные следствия размножения организмов*,

*обладающих наследственностью, в среде, имеющей пределы.* Поскольку естественный отбор существует независимо от жизни на Земле, изложенные здесь принципы будут соблюдаться до тех пор, пока в каком-либо уголке Вселенной сохранится хотя бы один самопреплицирующийся молекулярный комплекс.

С возникновением существ, способных к самовоспроизведению, возникают качественно новые явления, характерные только для живого мира. Чтобы размножаться, живые организмы (или реплицирующиеся молекулярные комплексы) должны активно потреблять другие молекулы и энергию, а для этого они должны обладать специальными приспособлениями. Прямая и косвенная конкуренция за ресурсы приводит к тому, что те размножающиеся единицы, которые лучше других потребляют вещество и энергию (и могут наилучшим способом передать их потомству), имеют селективное преимущество перед другими единицами, хуже осуществляющими данные процессы. Естественный отбор действует, таким образом, как «эксперт» по эффективности, оптимизируя использование доступных ресурсов для размножения.

Очевидно, что к неизбежному концу этих процессов один наиболее совершенный тип организмов заберет все вещество и энергию, исключив тем самым из среды все остальные типы организмов. Не происходит этого, как уже говорилось ранее, по ряду причин, но особенно важное значение имеет колоссальная изменчивость условий на Земле как в пространстве, так и во времени (см. гл. 2).

## ЕДИНИЦЫ ОТБОРА

Действует ли естественный отбор на отдельные особи или на целые их группы, такие, например, как семьи, популяции, виды, сообщества и (или) экосистемы? Что представляет собой «единица» отбора? Эти вопросы нередко обсуждаются и генетиками и экологами, но полное согласие еще не достигнуто.

Довольно часто можно встретить утверждения, подобные следующему: «Способность к размножению могла бы развиться в такой степени, что это стало бы вредным для вида. Многие вредные последствия перенаселения хорошо известны» (Cole, 1954b; курсив мой. — Э.П.). Подчеркивая, что один из механизмов действия естественного отбора — это дифференциальное размножение, Фишер (Fisher, 1958a) предостерегает против аргументов, апеллирующих к «пользе для вида». Несмотря на это предостережение, стало модным рассматривать и объяснять многие поведенческие и экологические особенности вида как выработавшиеся в процессе эволюции для пользы группы, а не особи.

Любая особь, жертвуя своим успехом в размножении для пользы той или иной группы, с точки зрения отбора находится в

невыгодном положении (в пределах данной группы) по сравнению с любой другой особью, не приносящей подобной жертвы. Для того чтобы данные признаки эволюционировали, естественный отбор должен действовать на целые группы организмов, которые в свою очередь должны характеризоваться дифференциальными выживанием и размножением (т. е. дифференциальной приспособленностью). Так как направление отбора в пределах групп не может быть изменено межгрупповым отбором (Wright, 1931), групповой отбор требует наличия некоторых весьма специфических условий. Наиболее важно, чтобы популяция или вид были разделены на отдельные изоляты, в пределах которых наблюдается свободное скрещивание. Для группового отбора необходимо, чтобы вымирание эгоистичных подгрупп происходило быстрее по сравнению с развитием в альтруистических подгруппах эгоистичности, а вновь образованные изоляты были бы в большинстве своем альтруистичными.

Аргументы против группового отбора еще раз с особым пристрастием пересмотрел и дополнил Уильяме (Williams, 1966a), указав при этом, что классический дарвиновский отбор на уровне особей достаточен для объяснения большинства тех черт популяций и видов, которые обычно рассматривают как результат «группового отбора» (Wynne-Edwards, 1962; Dunbar, 1960, 1968, 1972). Уильяме еще раз отмечает, что для группового отбора требуется соблюдение большого числа условий (т. е. этот процесс протекает труднее, чем классический естественный отбор); кроме того, Уильяме считает, что понятие «групповой отбор» следует использовать только тогда, когда более простое объяснение оказывается неудовлетворительным. Хотя групповой отбор, очевидно, возможен, весьма маловероятно, чтобы он в действительности мог противостоять естественному отбору на уровне особей, за исключением крайне необычных обстоятельств. Специальная форма отбора на уровне особей — так называемый *отбор родичей* (kin selection; см. с. 187—190) — часто может быть тем механизмом, который скрывается за явлением, описанным под видом группового отбора. В дальнейших главах мы время от времени будем возвращаться к материалу, изложенному выше (см. также с. 241).

## ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ И ПРЕДЕЛЫ ТОЛЕРАНТНОСТИ

Экологические процессы и такие их результаты, как рост, размножение, фотосинтез, первичная продукция и размер популяции, часто регулируются одним или немногими факторами или компонентами, находящимися в недостатке, тогда как другие ресурсы, имеющиеся в избытке, могут частично недоиспользоваться. Данный принцип получил известность под названием «закона минимума» (Liebig, 1840). Например, в засушливом климате пер-

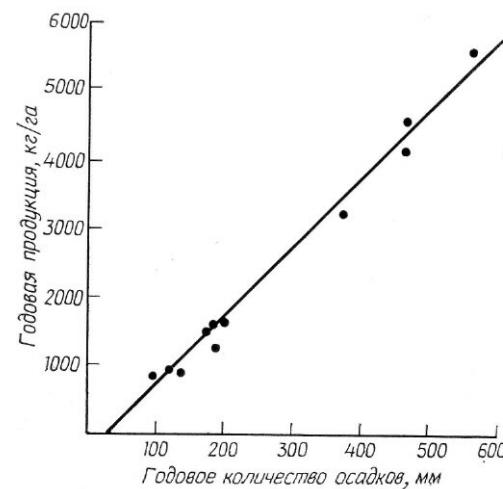


Рис. 1.4. Пример четко выраженной корреляции между годовым количеством осадков и первичной продукцией в пустынных районах Юго-Западной Африки. (Из Odum, 1959 по Walter, 1939.)

вичная продукция (количество солнечной энергии, улавливаемой зелеными растениями) полностью зависит от количества осадков (рис. 1.4); вода является в данном случае «ведущим лимитирующим фактором». Из многих различных факторов, которые могут быть лимитирующими, часто наиболее важными оказываются различные биогенные элементы, вода и температура.

Говоря о популяциях, мы часто используем такие выражения, как лимитирование пищей, лимитирование хищником, лимитирование климатом. С равным успехом популяции могут быть ограничены и другими факторами. Например, плотность размножающихся пар синицы-лазоревки (*Parus caeruleus*) в лесах Англии увеличилась в два раза в результате развески новых искусственных гнездовий (Lack, 1954, 1966), следовательно, лимитирующим фактором для данного вида было количество мест, пригодных для устройства гнезда. Однако далеко не всегда природа лимитирующих факторов бывает столь предельно ясна. Обычно эти факторы взаимодействуют таким образом, что один процесс ограничен одновременно несколькими факторами, и изменение любого из них приводит к новому равновесию. Например, и увеличение доступности пищи, и уменьшение давления хищников могут привести к возрастанию численности популяции.

Сходная концепция, развитая Шелфордом (Shelford, 1913b), известна в настоящее время как «закон толерантности». Любой фактор, присутствующий в слишком больших или слишком малых количествах, может оказаться для популяции вредным. Так, например, ящерицам, живущим в пустыне, ранним утром слишком холодно, а днем в этой же среде им слишком жарко. Отчасти ящерицы компенсируют указанные особенности местообитания.

проводя большую часть времени утром на солнце, а позднее, днем, укрываясь в тени. Для каждого вида ящериц характерен определенный оптимальный диапазон температур с верхним и нижним пределами толерантности. Если говорить более точно, то графики зависимости каких-либо количественных оценок тех или иных свойств популяции (например, приспособленности, выживания или эффективности добывания пищи) от важнейших переменных внешней среды обычно имеют колоколообразную форму (см. также с. 85–88).

#### УРОВНИ ПОДХОДА К НАУКЕ

Почему перелетные птицы летят на юг осенью? Физиолог мог бы ответить нам так: сокращение длины светового дня (фотопериода) стимулирует возникновение гормональных сдвигов, которые в свою очередь изменяют поведение птиц таким образом, что они становятся все более беспокойными. В конце концов страсть к путешествию берет верх, и они отправляются на юг. Эволюционист же скорее всего объяснит данное явление преимуществами снижения смертности в зимнее время, которые привели к тому, что птицы, улетающие дальше на юг, жили дольше и, следовательно, оставляли больше потомства, чем их немигрирующие родственники. Действуя в течение длительного времени посредством дифференциального размножения, естественный отбор привел к возникновению сложных систем миграционного поведения.

Ответ физиолога касается *механизма*, с помощью которого факторы внешней среды *непосредственно* воздействуют на миграционное поведение, тогда как ответ эволюциониста касается *стратегии*, позволяющей отдельным птицам оставлять наибольшее число потомков в условиях *долгосрочных* повторяющихся изменений внешней среды (например, в соответствии с высокой смертностью зимой). Различие данных ответов — это различие во взглядах исследователей, мыслящих в разных масштабах времени: в «экологическом» (сегодняшнего дня) или в «эволюционном» (геологического времени). Ответ физиолога на уровне его научного подхода является в такой же степени полным, как на другом уровне ответ эволюциониста. Майр (Maug, 1961) назвал эти два подхода в биологии подходами «Как?» и «Почему?». Их именуют также «функциональными» и «эволюционными» объяснениями или «непосредственными» и «конечными» факторами, оказывающими влияние на то или иное событие (Baker, 1938). Ни один из этих подходов нельзя считать правильным; по-настоящему полный ответ на любой вопрос должен включать оба подхода, хотя часто только первый может быть подвергнут непосредственной проверке. Эти два взгляда на биологические явления не исключают друг друга; экологические проблемы часто бывает выгодно рассмотреть в эволюционном аспекте, точно так же эволюционные проблемы оказывается полезным проанализировать с точки зрения экологии.

Кроме того, сами физиологические механизмы, конечно, должны развиваться в эволюции как ответ на требования окружающей среды (см. гл. 4).

Эволюционный подход к биологическим вопросам сравнительно нов, и за последние 50 лет он буквально произвел революцию в биологии. Прежде большинство биологов принимали просто как непреложную истину широкий круг известных фактов, например факт приблизительного равенства численности полов (50:50), не задаваясь вопросом: «Почему это так?» или: «Как это возникло в процессе эволюции?». Хотя пока мы еще не понимаем полностью причин и следствий многих популяционных явлений, не следует сомневаться в том, что все они имеют эволюционное объяснение. Это справедливо в отношении широкого круга наблюдаемых фактов и установленных закономерностей, среди которых можно указать, например, на то, что: 1) одни гены доминантные, а другие — рецессивные; 2) некоторые организмы живут дольше, чем другие; 3) одни дают много потомков, а другие мало; 4) некоторые организмы обычны, а другие — редки; 5) существуют формы специализированные и неспециализированные; 6) для одних животных характерно беспорядочное спаривание, у других наблюдается полигамия, у третьих — моногамия; 7) некоторые виды мигрируют, другие — нет; 8) в некоторых областях существует больше видов, чем в других. На все перечисленные свойства распространяется действие естественного отбора. В настоящее время популяционные биологи начали мыслить в эволюционных масштабах времени, в результате чего был достигнут существенный прогресс на пути теоретического осмысливания причин многих из указанных выше различий. Рональд Фишер был одним из первых, кто понял все значение последовательного приложения генетической теории естественного отбора к проблемам популяционной биологии, и его книга (Fisher, 1930) стала классической. Очень многие биологи продолжают развивать направление, заложенное работами Фишера, проводя дальнейшие эксперименты и углубляя его теоретические построения. Лэк (Lack, 1954, 1966, 1968) показал, в частности, что естественному отбору подвержены скорости размножения. Другие исследователи изучали эволюцию доминантности, систем брачных отношений, соотношения полов, старости, жизненного цикла, репродуктивной стратегии, тактики добывания пищи, структуры сообщества и т. д. Многие из этих тем являются основным предметом эволюционной экологии и разбираются в гл. 5, 6 и 7.

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

### Область экологии; определения и основные принципы

Аиес, 1951; Allee et al., 1949; Andrewartha, 1961; Andrewartha, Birch, 1954; Billings, 1964; Clarke, 1954; Collier et al., 1973; Connell, Mertz, Murdoch, 1970; Daubemire, 1947, 1968; Dawson, King, 1971; Elton, 1927, 1958; Greig-Smith, 1964;

Harper, 1967; Hazen, 1964, 1970; Kendal, 1961; Kershaw, 1964; Knight, 1965; Krebs, 1972; Levins, 1966; MacArthur, 1972; MacArthur, Connell, 1966; MacFadyen, 1963; May, 1973, 1976; Maynard Smith, 1968; Odura, 1959, 1963, 1971; Costing, 1958; Pielou, 1969; Platt, 1964; Ricklefs, 1973; Shelford, 1963; Smith, 1966; Watt, 1973; Whittaker, 1970; Wilson, Bossert, 1971.

### Основы менделевской генетики

Darlington, Mather, 1949; Ehrlich, Holm, 1963; Ford, 1931, 1964; Maynard Smith, 1958; Mendel, 1865; Mettler, Gregg, 1969.

### Естественный отбор

Birch, Ehrlich, 1967; Darwin, 1859; Dobzhansky, 1970; Ehrlich, Holm, 1963; Emlen, 1973; Fisher, 1930, 1958a, 1958b; Ford, 1964; Holdane, 1932; Kettlewell, 1956, 1958; Lewontin, 1974; MacArthur, 1962; Maynard Smith, 1958; Mayr, 1959; Mettler, Gregg, 1969; Orians, 1962; Pianka, 1976b; Salthe, 1972; Williams, 1966a; Wilson, Bossert, 1971; Wright, 1931.

### Самопрепиращиеся молекулярные комплексы

Bernal, 1967; Blum, 1968; Calvin, 1969; Ehrlich, Holm, 1963; Fox, Dose, 1972; Jukes, 1966; Опарин, 1957; Ponnampерума, 1972; Salthe, 1972; Wald, 1964.

### Единицы отбора

Boorman, Levitt, 1972, 1973; Brown, 1966; Cole, 1954b; Darlington, 1971; Darnell, 1970; Dawkins, 1976; Dunbar, 1960, 1968, 1972; Emerson, 1960; Emlen, 1973; Eshel, 1972; Fisher, 1958a; Gilpin, 1975; Levins, 1970, 1975; Lewontin, 1970; Maynard Smith, 1964; Van Valen, 1971; Wade, 1976, 1977; Wiens, 1966; Williams, 1966a, 1971; Wilson D. S., 1975; Wilson E. O., 1973, 1976; Wright, 1931; Wynne-Edwards, 1962, 1964, 1965a, 1965b.

### Лимитирующие факторы и пределы толерантности

Ehrlich, Birch, 1967; Errington, 1956; Hairston, Smith, Slobodkin, 1960; Lack, 1954, 1966; Liebig, 1840; Murdoch, 1966; Odum, 1959, 1963, 1971; Shelford, 1913b; Terborgh, 1971; Walter, 1939.

### Уровни подхода к науке

Baker, 1938; Fisher, 1930; Lack, 1954, 1966, 1968; MacArthur, 1959, 1961; MacArthur, Connell, 1966; Mayr, 1961; Orians, 1962.