

Гипотеза восстановления пищевых ресурсов. Согласно данной гипотезе (Pitelka, 1964; Schultz, 1964, 1969), одна из причин периодического сокращения численности популяций грызунов (особенно леммингов) заключается в том, что качество их растительной пищи претерпевает циклические изменения. Во время пиков численности леммингов многие важные биогенные элементы, например такие, как азот и фосфор, становятся недоступными для растений, поскольку они связаны в экскрементах, покрывающих буквально всю поверхность земли. В холодной арктической тундре для разрушения экскрементов требуется много времени, а в течение этого периода численность леммингов сокращается из-за недостаточного полноценного питания. Спустя несколько лет экскременты разрушаются, и растения используют заключенные в них биогенные элементы, вновь вводя их в круговорот. Поскольку пища леммингов становится особенно питательной, они быстро увеличивают свою численность и весь цикл повторяется. Шульц (Schultz, 1969) приводит данные, свидетельствующие о подобных циклических изменениях, однако окончательно не установлено, являются ли эти изменения причиной или простым следствием колебаний численности леммингов. Гипотеза восстановления пищевых ресурсов не может служить объяснением миграционных циклов у полевок, так как Кребс и Делонг (Krebs, DeLong, 1965) показали, что снабжение дополнительной пищей не может приостановить падение численности популяций *Microtus*. Для того чтобы выяснить относительное значение различных механизмов, регулирующих численность популяций, необходимо проведение экспериментов, результаты которых можно трактовать более однозначно.

Сходная гипотеза, предложенная Фрилэндом (Freeland, 1974), основана на изменениях количественного соотношения токсичных растений и съедобных кормовых растений, которые более конкурентоспособны, но преимущественно выедаются полевыми.

Гипотеза количества пищи. Численность популяции полярного зайца колеблется иногда и в отсутствие рыси; эти колебания являются типичными колебаниями «хищник — жертва», где в качестве хищника выступает заяц, а в качестве жертвы — его кормовое растение. Согласно данной гипотезе, популяции зайца, характеризующиеся высокой плотностью, уменьшают количество доступной пищи, что в свою очередь приводит к сокращению численности зайцев. Со временем растительность восстанавливается, а спустя некоторое время начинает расти и популяция зайцев. Очевидно, что рысь также может быть вовлечена в этот цикл.

Гипотеза генетического контроля. Эта гипотеза, связанная с именем Читти (Chitty, 1960, 1967a), объясняет колебания численности популяций изменениями их генетического состава. В периоды депрессий численности животные испытывают слабую конкуренцию и подвержены главным образом г-отбору, тогда как на пиках численности внутри популяции наблюдается весьма интенсивная

конкуренция и особи подвергаются К-отбору. Таким образом, в популяции всегда действует направленный отбор, связанный с ее плотностью. Модальные фенотипы никогда не представлены наиболее приспособленными особями, и в каждом поколении происходит изменение генофонда. Поскольку популяция всегда несколько запаздывает в своем следовании за изменяющимся давлением отбора, устойчивое равновесие никогда не устанавливается. Некоторые данные, свидетельствующие о генетических изменениях, имеются для популяций *Microtus* (Tamarin, Krebs, 1969), но в этом случае также крайне трудно отличить причину от следствия.

Исследователю всегда следует опасаться излишних упрощений и «мышления в рамках одного фактора»; большинство или даже все предложенные выше гипотетические механизмы могут действовать сообща, приводя к наблюдаемым циклическим колебаниям численности популяции. Уже отмеченная выше крайняя трудность в отделении причины от следствия в значительной степени усложняет экологические проблемы. В настоящее время крайне необходимы простые тесты, подобные, например, тесту, предложенному Кребсом и Делонгом (Krebs, DeLong, 1965), на основании которых можно отвергнуть ту или иную гипотезу. Действительно, для того чтобы научное понимание проблемы быстро и успешно продвигалось вперед, абсолютно необходима строгая логическая схема *опровергаемых* альтернативных гипотез (Platt, 1964).

## ЭВОЛЮЦИЯ ТАКТИКИ РАЗМНОЖЕНИЯ

Естественный отбор признает только один вид «валюты»: благополучное потомство. По-видимому, все живые существа подвержены естественному отбору, максимально увеличивающему их суммарный в течение всей жизни репродуктивный успех, однако конкретные способы размножения организмов отличаются значительным разнообразием. Некоторые организмы, например большинство однолетних растений, множество насекомых и некоторые рыбы вроде тихоокеанских лососей, размножаются только один раз в течение своей жизни. Такие организмы, использующие тактику «концентрированного удара», или одноразового размножения, обычно затрачивают колоссальные усилия на осуществление этой одной-единственной возможности оставить после себя потомство. Фактически чисто материальный вклад таких видов в размножение настолько велик, что почти неизбежно приводит к гибели родителей. Многим другим организмам, например многолетним растениям и большинству позвоночных животных, не свойствен подобный самоубийственный способ оставления потомства, и на протяжении своей жизни они могут размножаться неоднократно, иными словами, они используют тактику повторяющегося размножения. Даже в пределах группы организмов, использующих способ «концентрированного удара» или размножающихся много-

кратно, отдельные особи и виды сильно различаются по количеству произведенных потомков. Число семян, образованных за год одним каким-либо деревом, изменяется от сотен и тысяч (что свойственно многим видам, семена которых иногда могут быть довольно велики, как, например, желуди у дуба) до буквально нескольких миллионов (например, у красного дерева) (Harper, White, 1974). Продукция семян может существенно варьировать даже у отдельных растений, принадлежащих к одному виду, но растущих в разных условиях среды. Так, например, мак (*Papaver rhoeas*) образует всего четыре семени в стрессовых условиях и около 300 тыс. в хороших условиях (Harper, 1966).

Плодовитость изменчива также и у рыб: самка трески мечет миллионы сравнительно мелких икринок, тогда как большинство хрящевых образуют значительно меньшее число гораздо более крупных икринок. Изменчивость размера кладки (или помета) среди представителей других классов позвоночных весьма значительна, хотя и не так велика, как у рыб. Например, у ящериц размер кладки колеблется от одного яйца у некоторых гекконов и представителей рода *Anolis* до 40 у определенных видов рогатых ящериц (*Phrynosoma*) и у крупных видов рода *Iguana*. Время приступания к первому размножению также различно у разных организмов. Поскольку всегда существует определенная вероятность гибели особей, более раннее размножение при прочих равных обстоятельствах всегда оказывается и более выгодным. Тем не менее многие организмы откладывают свое размножение на более поздний период. Столетнику (*Agave*) требуются многие годы для вегетативного роста, прежде чем он сможет внезапно зацвести, хотя некоторые родственные *Agave* однодолные цветут гораздо раньше. Позднее размножение свойственно большинству многолетних растений, многим рыбам (например, лососям), некоторым насекомым (в частности, цикадам), некоторым ящерицам и многим млекопитающим и птицам (среди последних — особенно крупным морским птицам).

Число примеров, свидетельствующих о разнообразии в природе способов размножения, может быть увеличено до бесконечности. Очевидно, естественный отбор влияет на различные тактики размножения таким образом, чтобы в каждом конкретном местообитании они обеспечивали данному виду максимально возможный репродуктивный успех в течение всей его жизни. Биологи, изучающие популяции, хотели бы понять, какие факторы определяют эволюцию различных способов размножения.

#### Репродуктивное усилие

Каков должен быть вклад организма в каждый акт размножения? Этот вопрос уже много лет назад был поставлен Фишером (Fisher, 1930): «Было бы весьма важно выяснить не только фи-

зиологический механизм, определяющий пропорцию, в которой усвоенная пища идет на функционирование половых желез и на остальные части родительского организма, но также и то, какие особенности жизненного цикла и окружающей среды делают выгодным трату большей или меньшей доли доступных ресурсов на размножение?» (курсив мой — Э. П.).

Среди факторов, определяющих подразделение ресурсов, идущих, с одной стороны, на поддержание репродуктивных тканей и на активность, связанную с размножением, а с другой — на всю остальную жизнедеятельность, Фишер ясно различал непосредственные (физиологические механизмы) и конечные (особенности жизненного цикла и среды обитания). Понятие *репродуктивного усилия*, определяемого в общих чертах как вклад организма в каждый данный акт размножения, играет важнейшую роль в рассуждениях о тактике размножения. Данное понятие весьма важно для развития всей концепции, однако адекватные количественные оценки этой величины еще не разработаны. В идеальном случае оценка репродуктивного усилия должна была бы включать не только непосредственные затраты вещества и энергии на размножение, но также и цену риска, связанного с определенной интенсивностью очередного размножения. Другая трудность касается распределения во времени процессов накопления и расходования вещества и энергии. Многие организмы запасают вещество и энергию в течение периодов, которые для размножения неблагоприятны, и тратят эти накопления позже, когда условия становятся более подходящими. Большая первая кладка жирной, только что окончившей зимовку ящерицы на самом деле может вносить *незначительный* вклад в размножение по сравнению с последующими более мелкими кладками, образованными за счет меньших энергетических резервов. Возможно, что репродуктивное усилие могло бы наилучшим способом измеряться теми эффектами, которые оказывает очередное размножение на успех размножения в будущем (см. также ниже).

Несмотря на отмеченные довольно серьезные трудности, определение для какого-то момента отношения массы репродуктивных тканей к массе тканей всего тела служит иногда в первом приближении довольно хорошей оценкой репродуктивного усилия организма (для оценки используются как единицы массы, так и калории). Измеренная таким образом доля от общих доступных для какого-либо организма ресурсов, которую он отводит на размножение, широко варьирует у разных видов. У различных видов растений энергетические затраты на размножение, определенные для всего периода жизни организма, могут меняться от очень незначительных величин, равных почти нулю, до 40% (Harper, Lovell, Moore, 1970). У однолетних растений наблюдается тенденция к большим энергетическим затратам, чем у большинства многолетних (около 14–30% для первых по сравнению с 1–24% для

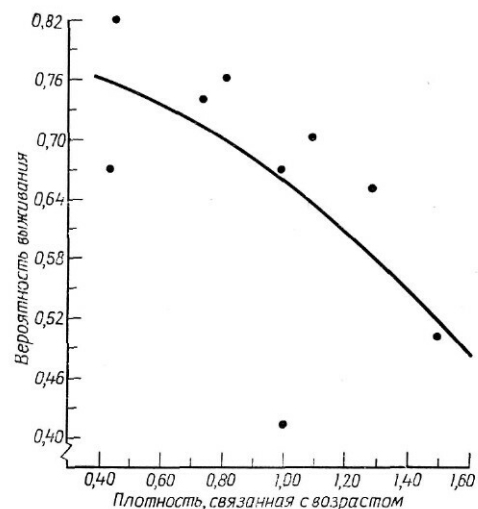


Рис. 5.15. Вероятность выживания коловратки *Asplanchna* снижается по мере того, как со временем увеличивается ее плодовитость. (Из Snell, King, 1977.)

последних). Данные экспериментального изучения однолетнего молочая *Chamaesyce hirta* показали, что энергия, идущая на размножение, находится в прямой зависимости от доступности питательных веществ и в обратной — от плотности растений и интенсивности конкуренции (Snell, Burch, 1975).

Возвращаясь к подчеркнутому Фишером разделению энергии на поддержание репродуктивных и нерепродуктивных, соматических, тканей, органов и связанных с ними типов деятельности, рассмотрим оптимальное репродуктивное усилие. Соматические ткани, конечно, необходимы организму для потребления вещества и энергии, но вместе с тем тело (сoma) организма не имеет селективной ценности, за исключением того вклада, который оно вносит на протяжении всей жизни в успешное образование новых потомков. Само по себе расходование времени, энергии и вещества на размножение обычно приводит к сокращению роста соматических тканей и часто вызывает снижение будущей плодовитости. Возрастное репродуктивное усилие может также происходить ценой падения выживаемости сомы, что особенно хорошо заметно в крайних случаях одноразового размножения, когда организм вкладывает все, чем располагает, в самоубийственный акт размножения, а затем погибает. Встречаются также и менее заметные изменения выживаемости, связанные с незначительными изменениями репродуктивного усилия (рис. 5.15).

Какому же риску должен подвергать оптимальный организм свою сому при каждом акте размножения? Для того чтобы ответить на этот вопрос, используем величину остаточной репродуктивной ценности (см. с. 122), которая представляет собой просто специфическое для каждого возраста ожидание всего последующего потомства. Оптимальный организм, для того чтобы макси-

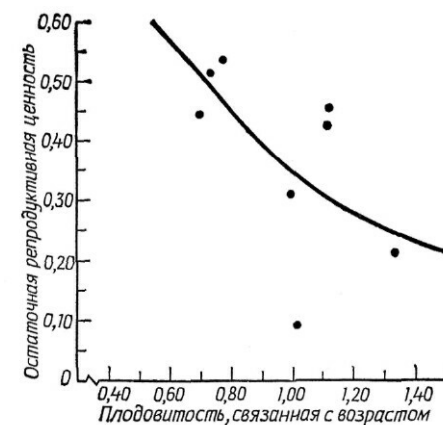


Рис. 5.16. Ожидание будущего потомства, снижающееся с увеличением текущего вклада в размножение у лабораторной популяции коловратки *Asplanchna*. (Из Snell, King, 1977.)

мально увеличить свой суммарный за всю жизнь вклад в будущее поколение, должен сопоставить выгоды от ближайшего размножения с ценой аналогичных выгод от размножения в будущем (Williams, 1966b). Особь с высокой вероятностью успешного размножения в будущем должна подвергать меньшему риску свою сому в процессах, связанных с текущим размножением, по сравнению с другой особью, имеющей более низкую вероятность успешно размножиться в будущем. Кроме того, насколько происходящее в определенный момент размножение уменьшает дальнейшую продолжительность жизни, настолько оно непосредственно снижает остаточную репродуктивную ценность. По обоим указанным причинам текущий вклад в размножение должен быть связан обратной зависимостью с ожиданием будущего потомства (рис. 5.16).

Несколько различных возможных вариантов обратной зависимости между репродуктивным усилием и остаточной репродуктивной ценностью показаны на рис. 5.17. В этой простой графической модели кривые показывают затраты и прибыль от будущего потомства относительно затрат и прибыли текущего размножения при условии, что успех последнего измеряется потомством, произведенным в настоящий момент. Каждая кривая описывает все разнообразие тактик, доступное данному организму в конкретный момент: от репродуктивного усилия, равного нулю, до всеисчерпывающего одноразового размножения по принципу «концентрированного удара». В стабильной популяции потомство, рожденное в настоящий момент, и то, которое появится в более отдаленном будущем, имеют одинаковую ценность для сохранения генов данного организма (см. также с. 0106—0108); в этом случае прямая с отрицательным наклоном в 45° отражает равномерное продуцирование потомства в течение всей жизни. Семейство таких кривых (прерывистые линии) показано на рис. 5.17. Некой оптимальной

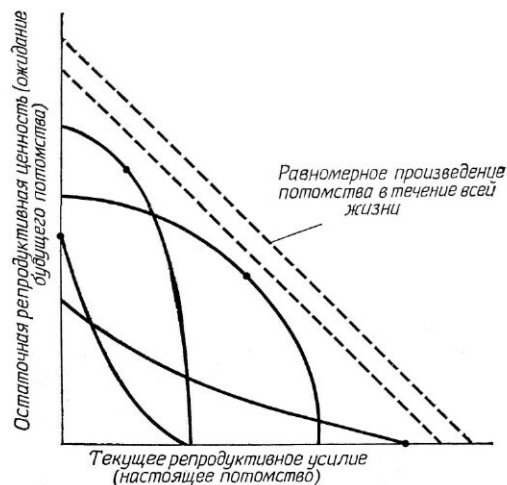


Рис. 5.17. Соотношение между текущим репродуктивным усилием и ожиданием будущего потомства для каждого конкретного момента (или возраста). Четыре кривые показывают связь относительного расхода на будущее поколение в сравнении с выгодой, получаемой от настоящего поколения (и наоборот). Точка на каждой кривой соответствует такой тактике размножения, которая максимально повышает суммарный для всей жизни репродуктивный успех. Вогнутые кривые соответствуют тактике «все или ничего» (или тактике «концентрированного удара»), тогда как выпуклые кривые характерны для многократного размножения.

тактике размножения соответствует точка пересечения любой кривой, описывающей определенную тактику, с той прямой одинакового репродуктивного успеха в течение всей жизни, которая максимально удалена от начала координат; этот уровень текущего размножения максимально увеличивает как репродуктивную ценность настоящего возраста, так и суммарную для всей жизни продукцию потомства (точки на кривых рис. 5.17). Для любой кривой, соответствующей определенной тактике, все другие тактики приведут к снижению суммарного для всей жизни репродуктивного успеха. Таким образом, оптимальный уровень репродуктивного усилия в каждый момент времени определяется соотношением потомства, произведенного в настоящий момент, и потомства, ожидаемого в будущем. Обратите внимание, что вогнутые кривые всегда соответствуют тактике размножения посредством «концентрированного удара», тогда как выпуклые кривые — размножению в течение всей жизни. Происходит это вследствие максимизации репродуктивной ценности и суммарного репродуктивного успеха при промежуточном текущем уровне размножения.

Возможные соотношения между размножением в настоящий момент и будущим репродуктивным успехом для многократно размножающихся организмов представлены на рис. 5.18. Поверх-

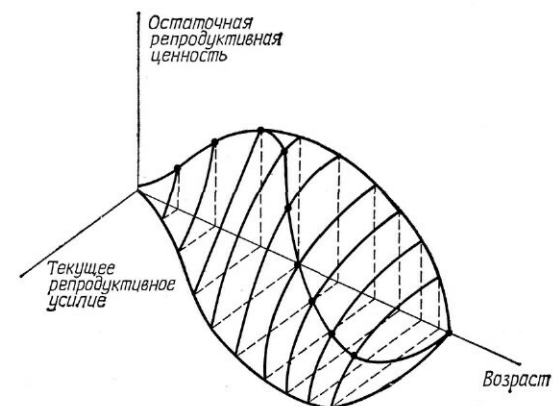


Рис. 5.18. В течение жизни особи, которой свойственно многократное размножение, соотношение между текущим репродуктивным усилием и будущим репродуктивным успехом может изменяться, как это показано на данном рисунке. Точки отмечают кривую оптимальной тактики размножения, максимизирующей суммарный для всей жизни репродуктивный успех. Форма этой трехмерной фигуры будет изменяться в зависимости от непосредственных условий добывания пищи, выживания и размножения, а также от конкретной тактики размножения, используемой данной особью. (Из Pianka, 1976b.)

ность этой фигуры показывает влияния разных уровней текущей плодовитости на будущий репродуктивный успех: точки отмечают линию той оптимальной тактики, которая максимально увеличивает суммарный за всю жизнь репродуктивный успех. Проецируя эту кривую на плоскость «текущее репродуктивное усилие — возраст», можно получить распределение размножений по возрастам, которое обычно фигурирует в демографических исследованиях. У многих организмов остаточная репродуктивная ценность сначала возрастает с возрастом, а затем падает. Оптимальный уровень текущего размножения повышается по мере того, как уменьшается ожидание будущего потомства. Аналогичный график для организмов, размножающихся однократно, показан на рис. 5.19; здесь текущая плодовитость также возрастает при снижении остаточной репродуктивной ценности, но поверхность для таких организмов всегда будет вогнутой. Точные формы поверхностей, изображенных на этих двух рисунках, зависят от реальной репродуктивной тактики размножения, используемой организмом, а также от непосредственных условий, которые предоставляет среда для питания, размножения и выживания. Конечно, на точный вид соотношения между настоящим потомством и ожиданием будущего потомства оказывают влияние многочисленные факторы, в том числе обилие хищников, доступность ресурсов и многочисленные аспекты физического окружения. Условия, неблагоприятные для ближайшего размножения, сокращают цену ресурсов, идущих на сома-

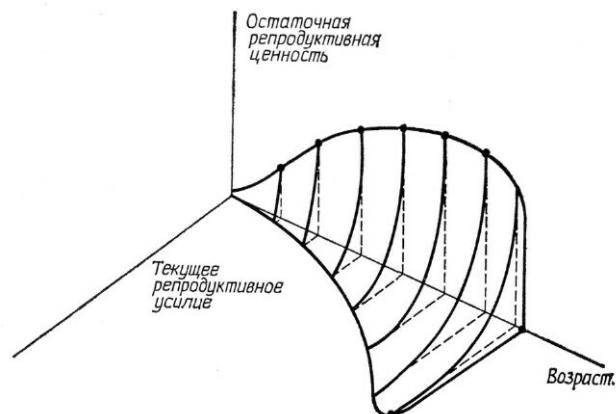


Рис. 5.19. Взаимосвязь текущего репродуктивного усилия и будущего репродуктивного успеха (аналогичная представленной на рис. 5.18) для типичного представителя, использующего тактику «концентрированного удара». Поверхность, показывающая соотношение между затратами и прибылями, связанными с настоящим поколением, в сравнении с таковыми, связанными с будущими поколениями всегда вогнутая, и размножение происходит по принципу «все или ничего». Как и в предыдущем случае на действительную форму данной поверхности будут оказывать влияние непосредственные условия среды и конкретная тактика размножения, которой прибегает тот или иной организм. (Из Pianka, 1976b.)

тические ткани и активность, снижая тем самым репродуктивное усилие. Улучшение абиотических условий существования или сокращение численности хищников должно оказывать сходное влияние, так как увеличивает возврат, ожидаемый от вклада в сом. Напротив, хорошие условия размножения или плохие условия выживания повышают текущее репродуктивное усилие и снижают будущий репродуктивный успех.

### Затраты на потомство

Не все потомки равноценны: те из них, которые произведены в конце вегетационного сезона, обычно имеют меньшую вероятность дожить до взрослого состояния по сравнению с потомками, появившимися на свет раньше, и соответственно их вклад в увеличение приспособленности родителей меньше. Подобно этому затраты на продуцирование более крупных потомков больше, но и «стоимость» их также больше. Сколько должны родители затрачивать на каждого потомка? При постоянной величине репродуктивного усилия средняя приспособленность отдельного потомка связана обратным соотношением с их числом. Один крайний вариант — вложить все в единственного очень крупного к очень хорошо приспособленного потомка. Другой — максимально увели-

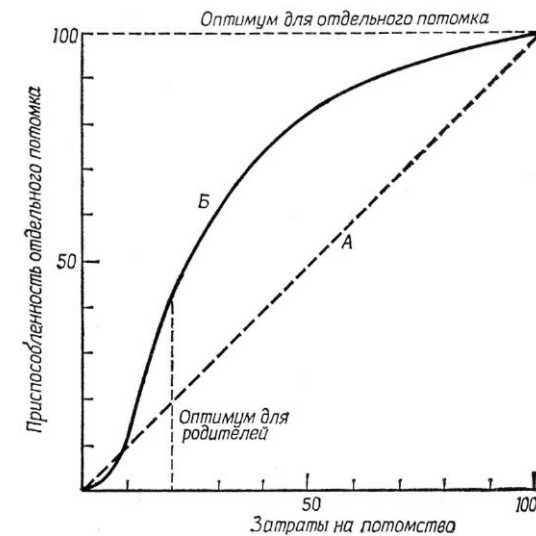


Рис. 5.20. Приспособленность каждого отдельного потомка в общем должна возрастать по мере увеличения родительских затрат. Поскольку первоначальные расходы на потомство обычно вносят больший вклад в его приспособленность, чем последующие, кривая Б биологически более реалистична, чем прямая А. Обратите внимание на то, что оптимум для родителей отличается от оптимума для отдельно взятого потомка.

чить общее число приведенных потомков, вложив в каждую особь как можно меньше. Приспособленность родителей часто максимизируется продуцированием некоторого промежуточного числа потомков, обладающих средней приспособленностью. В данном случае наилучшая тактика размножения — это компромисс между двумя противоположными требованиями: образованием максимально возможного общего числа потомков (*r*-отбор) и образованием потомства максимально высокой приспособленности (*K*-отбор).

Указанное соотношение количества и качества потомства иллюстрирует простая графическая модель (рис. 5.20 и 5.21). В довольно маловероятном случае линейной зависимости приспособленности потомков от затрат на них родителей (прерывистая линия А на рис. 5.20) приспособленность каждого отдельного потомка уменьшается с увеличением размера кладки или помета (нижняя прерывистая кривая А' на рис. 5.21). Поскольку приспособленность родителей, или, что то же самое, общая приспособленность всех потомков — постоянная величина, с точки зрения родителей не существует оптимального размера кладки (верхняя прерывистая линия А на рис. 5.21). Однако если ввести биологически обоснованное предположение о S-образном возрастании

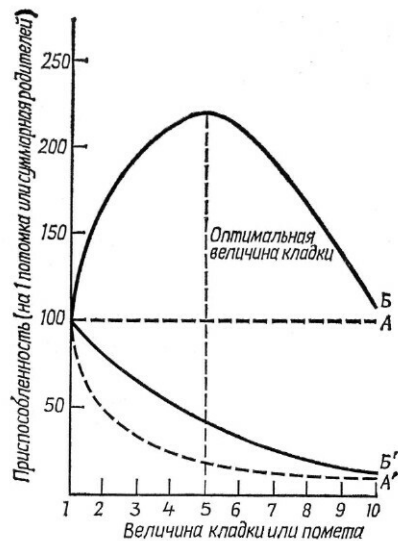


Рис. 5.21. Приспособленность в расчете на 1 потомка ( $A'$  и  $B'$ ) и общая приспособленность родителей, т. е. сумма приспособленностей всех произведенных потомков ( $A$  и  $B$ ), представленные как функции величины кладки (или помета) при допущениях, использованных на рис. 5.20. Предполагается, что суммарный вклад в размножение, или репродуктивное усилие, постоянен. Обратите внимание, что при принятии предположения  $B$  пик приспособленности родителей соответствует некоторому промежуточному размеру кладки (или помета); в нашем случае этот размер соответствует 5 яйцам (или детенышам).

приспособленности потомков при увеличении вклада родителей<sup>1</sup> (кривая  $B$  на рис. 5.20), то будет очевидно наличие некоторого оптимального размера кладки (пик самой верхней кривой  $B$  на рис. 5.21). В данном гипотетическом примере родители, расходуящие только 20% своего репродуктивного усилия на каждого из пяти своих потомков, получат большую отдачу от своего вклада, чем при любом другом размере кладки (рис. 5.21). Подобная тактика, будучи оптимальной для родителей, не является наилучшей для каждого отдельно взятого потомка, максимальная приспособленность которого достигается в том случае, когда он единственный отпрыск, получающий полный вклад своих родителей. Таким образом, в данном случае «налицо конфликт родителей и детей» (Trivers, 1974; Alexander, 1974; Brockelman, 1975). На точную форму кривой, выражающей зависимость приспособленности потомков от затрат родителей, у реального организма оказывает влияние множество факторов, в том числе продолжительность жизни, размер тела, выживаемость взрослых и молоди, плотность популяции, а также распределение доступных ресурсов в пространстве и времени. Конкурентная обстановка, по-видимому, особенно важна для молоди, поскольку более крупные и лучше обеспеченные особи, как правило, отличаются повышенной выживаемостью и в целом более конкурентоспособны, чем мелкие.

<sup>1</sup> Выигрыш в приспособленности потомков на единицу вклада родителей, по-видимому, больше при низких затратах на потомство, чем при высоких, так как пропорциональное увеличение на единицу вклада больше при низком его уровне. При очень высоких затратах родителей на потомков кривые приспособленности последних выходят на плато по «закону уменьшающегося дохода».

Молодые и взрослые особи часто испытывают очень разное давление отбора. Репродуктивное усилие должно отражать действие факторов внешней среды на взрослых, тогда как затраты на потомство находятся под сильным влиянием той среды, в которой существует молодь. Поскольку любые две части триумвирата определяют третью, оптимальный размер кладки или потомства является прямым следствием оптимального текущего репродуктивного усилия в сочетании с оптимальными затратами на потомство (размер кладки фактически равен отношению репродуктивного усилия к затратам на одного потомка). Конечно, размер кладки сам по себе подвержен действию естественного отбора. Вспомним пример рогатых ящериц, которые живут долго и во взрослом состоянии подвержены  $K$ -отбору, но которые благодаря своей бочонкообразной форме тела характеризуются значительным репродуктивным усилием и продуцируют множество мелких потомков, подверженных очень высокой смертности (см. с. 106—108).

#### Величина кладки у птиц

В настоящее время собран богатый материал, касающийся оптимальной величины кладки у птиц (Lack, 1954, 1966, 1968). Этими изящными исследованиями показано, что кладки средней величины в сравнении с очень малыми или очень большими дают (пропорционально своей величине) больше потомков, доживающих до момента собственного размножения в следующем сезоне. Данное наблюдение является прекрасным примером стабилизирующего отбора. Птенцы, вылупившиеся в больших кладках, оставляя гнездо, характеризуются меньшим весом (рис. 5.22) и значительно более низкой выживаемостью в послегнездовой период. Очевидно, оптимальное число яиц в кладке такое, при котором родители в среднем способны обеспечить достаточным количеством пищи всех

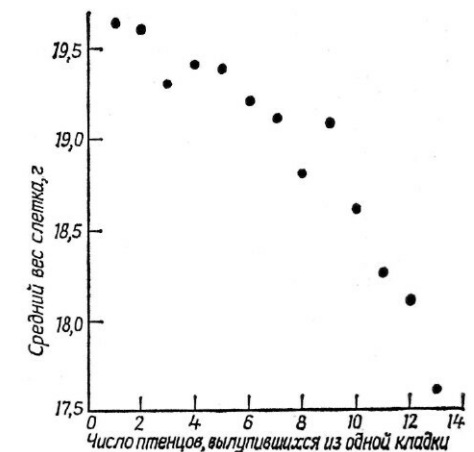


Рис. 5.22. Зависимость среднего веса слетка большой синицы от величины кладки; видно, что вес молодых особей в больших кладках снижается. (По данным Perrins, 1965.)

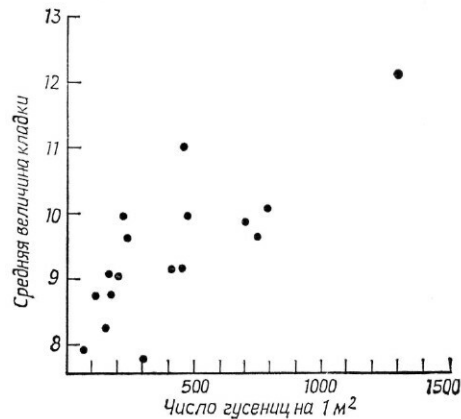


Рис. 5.23. Средняя величина кладки в популяции большой синицы, меняющаяся на протяжении 17 лет в зависимости от плотности гусениц. Заметна тенденция к увеличению размера кладки в годы, когда гусеницы имеются в изобилии. (По Perrins, 1965.)

птенцов. Это положение хорошо иллюстрируется (Perrins, 1965) данными по изучению популяции большой синицы (*Parus major*), величина кладки у которой на протяжении 17-летнего периода варьировала от 8 до 12 яиц, что зависело от количества основной пищи — гусениц (рис. 5.23). Винн-Эдвардс (Wynne-Edwards, 1962) считает, что оптимальна такая кладка, при которой численность молодых, достигших периода размножения, будет точно равна численности родителей. Подобное объяснение само по себе включает понятие группового отбора (см. гл. 1), поскольку отдельные птицы не обязательно стремятся иметь как можно больше потомков, а производят их ровно столько, чтобы заменить самих себя. Ясно, что «мошенник», дающий больше потомков, должен вскоре «затопить» генофонд своими генами. В конце главы мы еще вернемся к этому вопросу.

Даже в пределах одного распространенного вида птиц или млекопитающих особи, живущие в более высоких широтах, производят больше потомков, чем живущие в более низких широтах (рис. 5.24). Явление увеличения кладки (помета) в зависимости от географической широты весьма распространено, благодаря чему

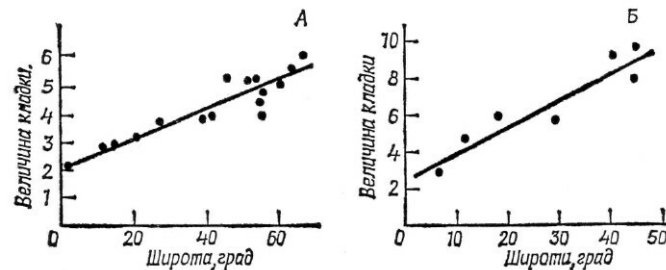


Рис. 5.24. Зависимость размера кладки от географической широты для птиц рода *Emberiza* (А) и *Oxyura* (Б). (Из Cody, 1966.)

оно и привлекло внимание многих популяционных экологов. Для объяснения этого явления предложено несколько гипотез, отнюдь не взаимоисключающих друг друга.

**Гипотеза продолжительности светового дня.** Как указывалось в гл. 2, в конце весны и летом продолжительность дня в высоких широтах больше, чем в низких. Вследствие этого дневные птицы располагают большим светлым временем суток для сбора пищи и, таким образом, способны прокормить больше птенцов. Однако у птиц и млекопитающих, ведущих ночной образ жизни, величина кладки (или помета) также возрастает с широтой, хотя очевидно, что виды эти имеют более короткий период для сбора пищи.

**Гипотеза весеннего изобилия (или гипотеза конкуренции).** Многие птицы умеренной зоны совершают перелеты, тогда как в тропиках таких видов очень мало. Весной в средних широтах наблюдается резкое увеличение первичной продукции и быстрое возрастание численности насекомых, зависящих от этого источника вещества и энергии. Численность же популяций самих птиц, как перелетных, так и оседлых, весной очень невелика из-за массовой гибели в зимний период. Поэтому прилетающие весной особи оказываются в условиях обилия пищи и сравнительно слабой конкуренции. Зимующие в тропиках перелетные виды испытывают там обычную для этих мест острую конкуренцию, тогда как в умеренной зоне в весенние месяцы конкуренция значительно ослабляется. Таким образом, птицы более высоких широт благодаря тому, что они могут собрать больше корма в единицу времени, способны прокормить большее число потомков до того возраста, когда последние начнут питаться самостоятельно.

**Гипотеза влияния хищников.** По-видимому, в тропиках по сравнению с умеренной зоной больше хищников как по числу видов, так и по общему числу особей (см. также гл. 8). Неудачи в период гнездования, причиной которых являются хищники, в тропиках случаются особенно часто. Было высказано предположение (Skutch, 1949, 1967), что многие хищники, специализирующиеся на разорении гнезд, находят их, следуя за родителями. Поскольку родители должны гораздо чаще навещать гнездо с большой кладкой, чем с малой, крупные кладки подвергаются большему риску нападения со стороны хищников, чем мелкие (однако данный эффект не был подтвержден конкретными наблюдениями). В пользу этой гипотезы свидетельствует тот факт, что среди птиц, гнездящихся в норах и мало страдающих от гнездовых хищников, не наблюдается такого увеличения кладки с увеличением географической широты, которое отмечается у других видов, не гнездящихся в норах (Cody, 1966). Кроме того, на тропических островах, населенных меньшим числом хищников по сравнению с прилегающими материками, отмечена тенденция к увеличению размера кладок по сравнению с размером кладок у представителей материковых популяций.

Довольно трудно согласовать с любой из трех перечисленных гипотез часто отмечаемый факт возрастания величины кладки с возрастанием высоты над уровнем моря, как это происходит, например, у американского певчего воробья на Тихоокеанском побережье (Johnston, 1954). Ни продолжительность светового дня, ни интенсивность конкуренции или хищничества с высотой функционально не связаны. Коуди (Cody, 1966) предположил, что неопределенность климата как в смысле его неустойчивости, так и непредсказуемости может приводить к ослаблению конкуренции на больших высотах.

Используя принцип подразделения, Коуди (Cody, 1966) объединил перечисленные выше гипотезы и развил более общую теорию, объясняющую оптимальный размер кладки как некоторый компромисс между противоречивыми требованиями избегания хищников, конкурентоспособности и размером кладки. Интерпретация, данная Коуди, достаточно хорошо соответствует наблюдаемым фактам, как того и следует ожидать от модели, более сложной и содержащей большее число параметров.

На широтные градиенты величины кладки или помета может также оказывать влияние соотношение между ожиданием будущего потомства и оптимальным текущим вкладом в размножение. Если случаи гибели особей во время миграций или зимовок в более высоких широтах неизбежно приводят к возрастанию смертности, то ожидаемая продолжительность жизни и остаточная репродуктивная ценность в высоких широтах должны обязательно сократиться. Это в свою очередь будет способствовать увеличению репродуктивного усилия в текущем размножении и, следовательно, увеличению размера кладки.

## ЭВОЛЮЦИЯ СМЕРТНОСТИ И СТАРЕНИЯ

Почему организмы по мере увеличения их возраста стареют? Ведь можно было бы ожидать и прямо противоположного эффекта, поскольку с возрастом организмы становятся опытнее и, следовательно, должны научиться избегать хищников, поскольку у них содержится больше антител и поскольку они вообще становятся умнее и лучше адаптированы как в поведенческом, так и в иммунологическом отношении. Если физиология старения давно интересовала исследователей и ей уделялось должное внимание, то эволюционный аспект данного процесса стали изучать только в самое последнее время (Medawar, 1957; Williams, 1957; Hamilton, 1966; Emlen, 1970). Эта проблема также была предвидена Фишером (Fisher, 1930), который своей концепцией репродуктивной ценности наметил пути ее разработки.

Медавар (Medawar, 1957) хорошо проиллюстрировал эволюцию старения при помощи простой модели, в которой фигурируют неживые объекты. Предположим, что в химической лаборатории

находится запас стеклянных пробирок в количестве 1000 штук, а ежемесячная скорость их разбивания равна 10%. Каждый месяц по совершенно случайным причинам разбивается 100 пробирок, а для того чтобы восполнить их запас, добавляют 100 новых пробирок. (Хотя в данном случае скорость разбивания пробирок — вполне определенная величина, модель может быть легко построена с использованием вероятностных или стохастических понятий.) Все новые пробирки получают отметку о дате начала использования и их возраст (в месяцах) в дальнейшем всегда может быть определен. Каждая пробирка имеет абсолютно одну и ту же вероятность переживания от одного месяца до следующего, равную  $900/1000 = 0,9$ . Таким образом, пробирки, которые изначально были старше, имеют такую же «смертность», как и более молодые, и никакого «старения» не наблюдается: все пробирки потенциально бессмертны. Вероятность выживания в течение двух последующих месяцев представляет собой произведение вероятностей выживания в каждом месяце по отдельности, т. е.,  $0,9 \cdot 0,9 = 0,9^2 = 0,81$ . Вероятность выживания в течение трех месяцев равна  $0,9^3$ , а в течение  $x$  месяцев —  $0,9^x$ . Спустя несколько лет «популяция» из 1000 пробирок достигнет устойчивого возрастного распределения, при котором 100 пробирок имеют возраст 0 мес, 90 — 1 мес, 81 — 2 мес, 73 — 3 мес, ..., 28 — 12 мес, ..., 8 — 24 мес, ..., 2,25 — 36 мес, ... не более одной пробирки в данной партии имеет возраст более 48 мес и т. д. (Конечно, данные числа представляют собой просто ожидаемые количества пробирок определенного возраста. Ошибка выборки и стохастические вариации приводят к тому, что числен-

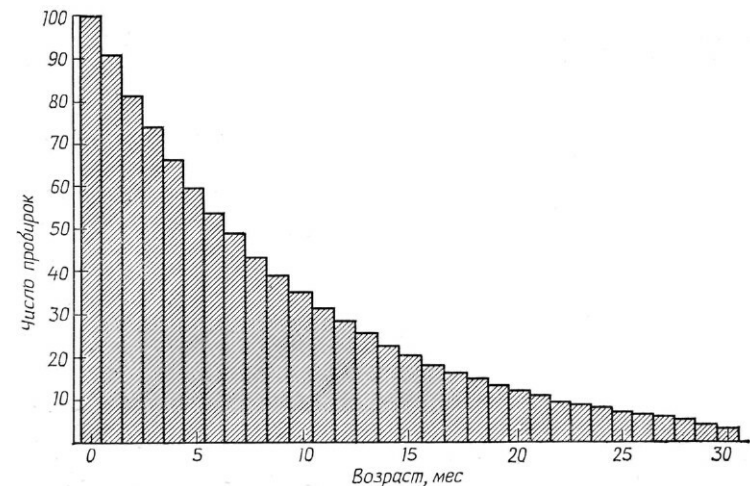


Рис. 5.25. Стабильное возрастное распределение пробирок при скорости их разбивания 10% в месяц. Поскольку очень немногие пробирки «живут» дольше 30 мес, распределение произвольно оборвано на этом возрасте.



ность некоторых возрастных групп будет выше, а некоторых — ниже ожидаемой.) На рис. 5.25 показана часть ожидаемого стабильного возрастного распределения, при котором число более молодых пробирок всегда будет превышать число более старых. Хотя потенциально каждая пробирка бессмертна, в рассматриваемой группе практически отсутствуют пробирки, возраст которых превышал бы 5 лет. Удлинение срока эксплуатации пробирки, происходящее с возрастом, почти неизбежно приводит к ее разбиванию.

Усложняя далее свою модель, Медавар приписал каждой из 900 пробирок, выживающих в течение 1 мес, одинаковое участие в ежемесячном «размножении» (т. е. в появлении 100 добавляемых вновь пробирок). Таким образом, каждая выживающая пробирка размножается со скоростью 1/9 пробирки в месяц. В этой модели плодовитость не меняется с возрастом, но меняется соотношение размножающихся пробирок. Более молодые возрастные группы участвуют в ежемесячном размножении в значительно большей степени, чем старые, просто потому, что они многочисленнее. Кроме того, специфическое для их возрастной группы ожидание будущего пополнения или их суммарная репродуктивная ценность также более высоки (рис. 5.25), поскольку у них больше суммарная ожидаемая продолжительность дальнейшей жизни. Однако в такой популяции, характеризующейся потенциальной бессмертностью и одинаковой плодовитостью, репродуктивная ценность отдельных индивидуумов с возрастом не меняется.

Теперь, предположив, что наши пробирки имеют «гены», рассмотрим судьбу мутанта, фенотипическое выражение которого проявляется в несколько большей хрупкости по сравнению со средней. Очевидно, что такой ген оказывается вредным для своего носителя, поскольку он снижает вероятность его выживания, а следовательно, и приспособленность. Подобный мутант находится в неблагоприятных с селективной точки зрения условиях, и он неизбежно будет элиминирован из популяции. На следующем этапе рассмотрим судьбу другой группы мутантных аллелей по локусу, контролирующему время проявления гена хрупкости. Различные аллели этого второго локуса по-разному изменяют время проявления гена хрупкости: некоторые приводят к его сдвигу на более ранний возраст, а другие — на более поздний. Очевидно, что пробирки, несущие ген хрупкости и ген-модификатор, тормозящий его проявление, имеют преимущество по сравнению с пробирками, гены-модификаторы которых приводят к более раннему проявлению гена хрупкости, поскольку они живут в среднем дольше и, следовательно, производят большее число потомков. Таким образом, хотя ген хрупкости постепенно и элиминируется отбором, «поздние» модификаторы накапливаются за счет гибели «ранних» модификаторов. Чем позднее проявляется ген хрупкости, тем больше вклад данного индивидуума в будущие поколения. В предель-

ном случае, когда репродуктивная ценность снижается до нуля, естественный отбор, оперирующий только путем дифференциального успеха размножения, не может далее откладывать проявления губительного признака, эффект которого выражается в старении. Таким образом, признаки, проявление которых посредством отбора генов-модификаторов переносится на период старости, успешно изымаются из генофонда популяции. По этой причине период старости можно рассматривать как своего рода «генетическую свалку», а процесс отбора, откладывающий проявление губительных генетических признаков, называют *удалением открытых эффектов аллеля*.

В точности такие же аргументы приложимы и к изменениям времени проявления благоприятных генетических признаков, только в данном случае естественный отбор будет сдвигать его на более ранний возраст, вследствие чего обладатели этих признаков смогут извлечь из них наибольшую выгоду. Такой результат естественного отбора называется *прецессией* (precession) *благоприятных эффектов аллеля*.

В случае лабораторных пробирок размножение начинается немедленно и репродуктивная ценность не меняется с возрастом. Однако в большинстве реальных популяций организмы не обладают потенциальным бессмертием; кроме того, начало размножения обычно несколько откладывается, так что репродуктивная ценность сначала растет с возрастом, а затем падает (см. рис. 5.5). Следовательно, особи среднего возраста имеют наибольшую вероятность ожидания будущего потомства. В такой ситуации вредные признаки, впервые проявившиеся *после* пика репродуктивной ценности, могут легко получить отсрочку путем отбора соответствующих модификаторов. Однако трудно себе представить, как отбор может отложить реализацию в фенотипе вредного признака, если она происходит еще до пика репродуктивной активности, и особенно если данный признак вообще не позволяет своим носителям размножаться.

В двух лабораторных исследованиях жуков *Tribolium* (Sokal, 1970; Mertz, 1975) искусственный отбор на раннее размножение привел к сокращению продолжительности жизни, демонстрируя таким образом эволюцию старения. В опытах Мерца (Mertz, 1975) отобранные линии продуцировали больше яиц в раннем возрасте, но суммарная для всей жизни плодовитость оставалась весьма постоянной, как этого и следовало ожидать, исходя из принципа подразделения.

## СОПРЯЖЕННАЯ ЭВОЛЮЦИЯ РОЖДАЕМОСТИ И СМЕРТНОСТИ

Очевидно, что вид, характеризующийся высокой смертностью, для того чтобы выжить, должен обладать высокой плодовитостью. Ясно также, что вид, отличающийся повышенной плодовитостью,

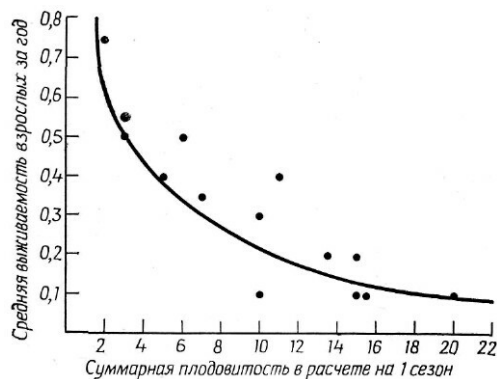


Рис. 5.26. Суммарная плодовитость в расчете на 1 сезон, сопоставленная с выживаемостью в следующем репродуктивном сезоне 14 популяций ящериц. (Из Tinkle, 1969.) Кривая соответствует популяциям, у которых чистая скорость размножения ( $R_0$ ) равна единице. Отклонения от этой кривой могут быть связаны как с большей или меньшей величиной  $R_0$ , так и с различиями в выживаемости молоди.

должен в среднем претерпевать и значительную смертность, так как в противном случае его популяция будет продолжать все время расти. При малой плодовитости организмы обычно характеризуются низкой смертностью, так же как высокий уровень выживаемости ведет к снижению плодовитости. На рис. 5.26 показана обратная связь между выживаемостью и плодовитостью для ряда популяций разных видов ящериц. Рождаемость и смертность эволюционируют вместе и должны сохранять своего рода равновесие: изменение любой из них неизбежно затрагивает другую.

Удобный показатель способности организма увеличивать свою численность — максимальная мгновенная скорость прироста популяции ( $r_{\max}$ ), которая объединяет в себе и рождаемость и смертность. В табл. 5.2 показан диапазон значений, которые может приобретать величина  $r_{\max}$ . Поскольку фактическая мгновенная скорость увеличения популяции, будучи усредненной за достаточно продолжительный период времени, равна нулю, виды, имеющие высокие значения  $r_{\max}$ , как, например, *Escherichia coli*, в меньшей мере реализуют свойственную им максимальную скорость увеличения популяции, чем виды с низким значением  $r_{\max}$ , как, например, *Homo sapiens*. Фактически  $r_{\max}$ , как указывает Смит (Smith, 1954), является мерой «суровости» обычных условий обитания данного организма, и эта величина — один из лучших показателей положения организма в континууме  $r$  —  $K$ -отбора. Виды, которым свойственны более высокие значения  $r_{\max}$ , как правило, характеризуются и гораздо большей изменчивостью величины фактической скорости увеличения популяции  $r_a$  по сравнению с теми видами, которые имеют низкие значения  $r_{\max}$  (см. также рис. 5.14).

Из рис. 5.27 видна обратная отрицательная связь между  $r_{\max}$  и временем генерации  $T$ . Мелкие организмы обычно имеют значительно более высокие значения  $r_{\max}$ , чем крупные, что объясняется в первую очередь менее продолжительным временем генерации, положительная корреляция которого с размером тела показана на

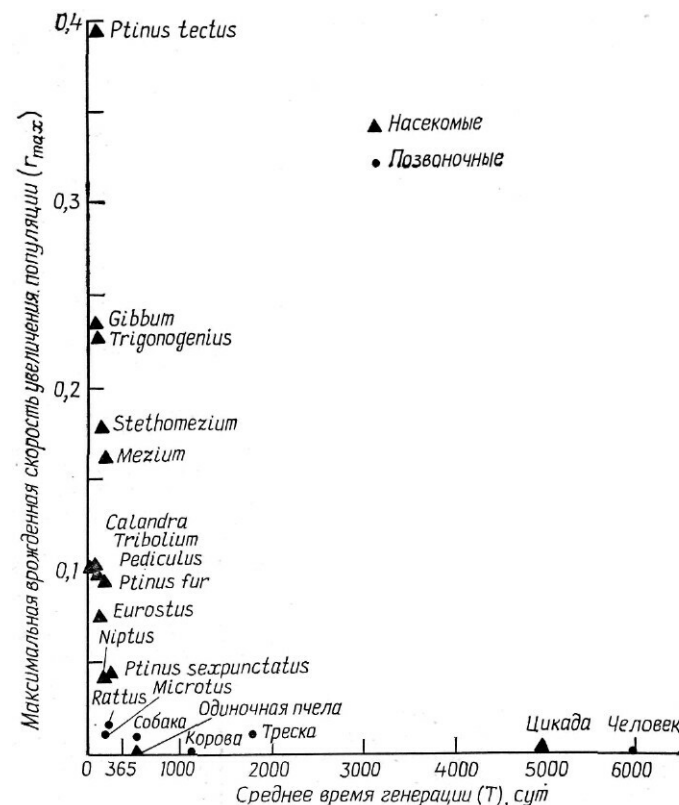


Рис. 5.27. Гиперболическая зависимость между максимальной врожденной скоростью увеличения популяции  $r_{\max}$  и средним временем генерации  $T$ , выраженным в днях. (Из Pianka, 1970; частично заимствовано из Smith, 1954.)

рис. 5.28. Причина подобной корреляции понятна, так как организму, для того чтобы достичь крупных размеров, требуется значительно больше времени. Отсрочка периода размножения также неизбежно ведет к сокращению  $r_{\max}$ .

Тем не менее преимущества, даваемые большими размерами тела, должны достаточно часто перевешивать недостатки, связанные с сокращением  $r_{\max}$ , так как в противном случае крупные организмы никогда не появились бы в процессе эволюции. Тенденция к возрастанию размеров тела с течением геологического времени, прослеженная по ископаемым остаткам для многих филетических рядов (Newell, 1949), послужила основанием для введения понятия «увеличение филетического размера». Многие преимущества, даваемые крупными размерами тела, совершенно очевидны, но то же самое можно сказать и о связанных с этим

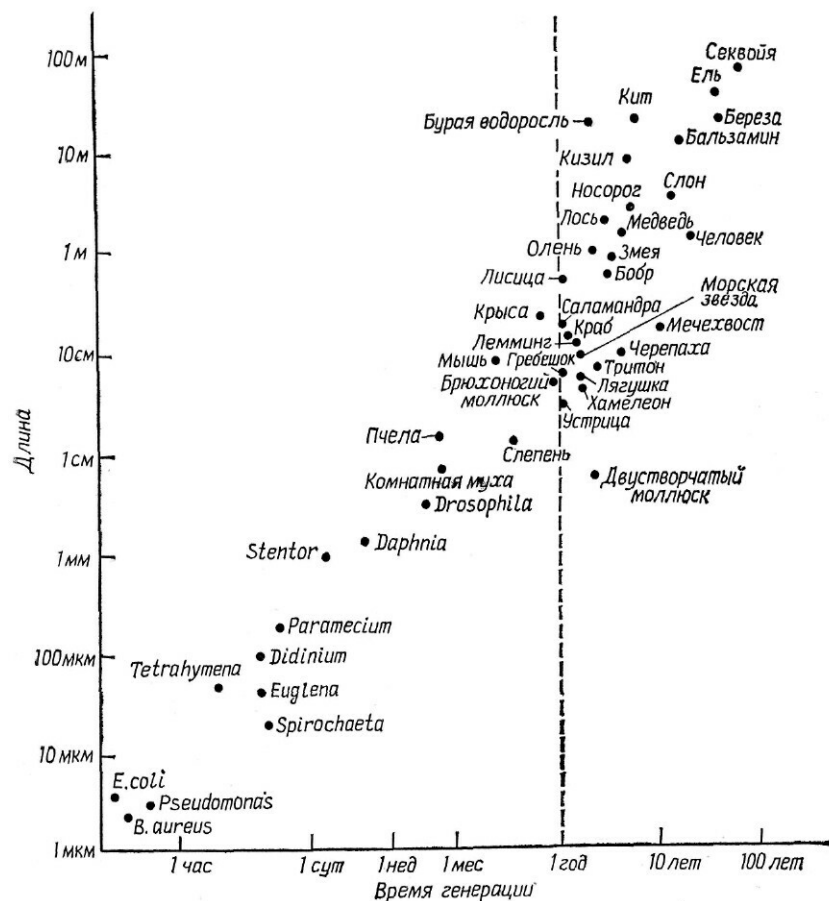


Рис. 5.28. Соотношение длины тела и времени генерации (обе величины в логарифмическом масштабе) в пределах широкого круга организмов. (Из John Tyler Bonner, *Size and Cycle: An Essay on the Structure of Biology*, Copyright 1965 by Princeton University Press, рис. 1, стр. 17. Перепечатано с разрешения Princeton University Press.)

недостатках. Конечно, более крупный организм имеет меньше шансов стать жертвой хищника и, следовательно, он должен привлекать меньше потенциальных хищников и отличаться лучшей выживаемостью. Мелкие организмы находятся в тесной зависимости от физической среды, даже очень слабые изменения которой часто могут оказаться для них губительными. Более крупные организмы сравнительно легче могут смягчать воздействие подобных изменений и соответственно лучше от них защититься. Из недостатков, связанных с большими размерами, укажем, что: 1) более крупным организмам в сравнении с мелкими требуется

больше вещества и энергии в расчете на 1 особь в единицу времени и 2) для крупных организмов существует гораздо меньше укрытий и безопасных мест.

#### ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВА: ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ УЧАСТКИ И ТЕРРИТОРИАЛЬНОСТЬ

Большинство местообитаний представлено пространственно-временной мозаикой разнообразных, часто переходящих друг в друга элементов, каждый из которых содержит свой набор организмов и ресурсов. Из-за этой чрезвычайной гетерогенности окружающей среды точное местонахождение в ней особи часто наилучшим образом определяет непосредственную приспособленность последней. Особи видов-жертв на одних участках своего местообитания хорошо защищены от хищника, тогда как на других — в высшей степени подвержены риску его нападения. Естественный отбор, способствуя тем индивидуумам, которые лучше выбирают свои микроместообитания, должен приводить к корреляции между предпочтением определенного типа участка окружающей среды и приспособленностью организма к существованию в нем. Плотность популяций других видов, присутствующих на данном участке, сильно влияет на его пригодность. Кроме того, поскольку большинство животных для разных целей или в разное время суток используют несколько, а иногда и много отдельных микроместообитаний, связь приспособленности с использованием пространства обычно очень сложна. Некоторые следствия обитания в «пятнистом» местообитании будут рассмотрены ниже, а другие — в гл. 6 и 7.

Существуют два крайних типа распределения организмов на занимаемой ими территории: организмы могут встречаться группами (*пятнистое*, или *контагиозное*, *пространственное распределение*) или они могут быть распределены равномерно (*регулярное пространственное распределение*). Промежуточное положение между двумя этими крайними вариантами занимает *случайное пространственное распределение*, при котором организмы случайно размещены на занимаемой территории. Для того чтобы количественно оценить пространственные взаимоотношения организмов в популяции, разработаны специальные статистические методы. Один из таких методов основан на использовании отношения дисперсии к среднему, вычисленному по числу особей в ряде пробных квадратов. Когда это отношение равно единице, размещение организмов на обследуемой территории описывается пуассоновским распределением и является случайным. Если величина указанного отношения меньше единицы, то распределение особей равномерное, а если больше единицы, — то групповое. Равномерное распределение организмов в пространстве в общем виде свидетельствует о конкуренции и *K*-отборе, однако случайный и пятнистый

типы распределения сами по себе мало что говорят о факторах, определяющих такое распределение.

По степени своей подвижности (или *мобильности*) организмы широко варьируют. Некоторые, как, например, наземные растения и сидячие морские беспозвоночные, подобные морским желудям, проводят всю свою взрослую жизнь на одном месте, и их расселение происходит на стадии гамет и (или) личинок. Другие, например дождевые черви и брюхоногие моллюски, хотя и подвижны, но редко передвигаются на большие расстояния. Есть и такие виды, которые в течение своей жизни регулярно преодолевают расстояния во много километров, как, например, бабочка-монарх и перелетные виды птиц.

Исследование многих видов птиц с помощью кольцевания показало, что даже после миграции на тысячи километров особи часто возвращаются в общем на ту же самую территорию, где они выросли. Сходным образом для плодовых мушек (*Drosophila*), помеченных радиоактивными изотопами, показано, что они обычно не перемещаются на большие расстояния. Подобные ограничения в передвижении, по-видимому, позволяют особям адаптироваться генетически к местным условиям. По характеру передвижений различают два крайних типа популяций (хотя, конечно, и в данном случае возможны все промежуточные варианты): это так называемые *вязкие популяции*, особи которых обычно далеко не передвигаются, и *текущие популяции*, особи которых покрывают громадные расстояния. В «вязких» популяциях поток генов невелик, и вследствие этого наблюдается значительная генетическая изменчивость при переходе от одного места к другому, тогда как прямо противоположные черты свойственны «текущим» популяциям. Обратите внимание на то, что так называемый «отбор родичей» (kin selection; см. с. 187—190) гораздо более вероятен в «вязких», нежели в «текущих» популяциях.

Важные различия существуют между организмами и в способе использования пространства. Так, например, фундаментальным следует считать различие между двухмерным и трехмерным использованием пространства (с некоторым приближением можно выделить и одномерное использование пространства, например вдоль берега реки, озера или океана). Определенное экологическое сходство обнаруживается при этом между такими, казалось бы, разными организмами, как представители планктона, пелагические рыбы, летающие насекомые, многие птицы и летучие мыши, поскольку все они живут в трехмерном мире.

То пространство, в котором животное обычно передвигается в течение суток и проводит большую часть своего времени, называется его *индивидуальным участком* (home range). Часто индивидуальные участки нескольких особей перекрываются. Индивидуальные участки не защищаются и не служат для того, чтобы исключить пребывание на них других особей. В противополож-

ность этому *территории* защищаются и используются только единичной особью, парой особей, семьей или небольшой группой животных, связанных тесным родством. Неперекрывающиеся территории обычно приводят к равномерному пространственному распределению и неизменно указывают на конкуренцию за некоторый ресурс, находящийся в дефиците.

В соответствии со своими функциями выделяется несколько типов территорий. Многие морские птицы, например чайки, обороняют только свое гнездо и непосредственно примыкающий к нему участок, т. е. они имеют *гнездовую территорию*. У некоторых видов птиц (тетеревиные) и млекопитающих (морские львы) самцы защищают так называемую *брачную территорию*, служащую только для процессов, непосредственно связанных со спариванием. Однако наиболее широко распространенный тип территории — это *кормовая территория*, которая характерна для некоторых насекомых, рыб, многих ящериц, млекопитающих и подавляющего большинства птиц.

Для того чтобы в процессе эволюции могла развиваться территориальность, необходим дефицит некоторых ресурсов, которые должны при этом охраняться (рис. 5.29). Непосредственно пищевые объекты обычно не охраняются, поскольку большинство животных съедают свою жертву сразу же, как только ее обнаружат. Однако тот участок, где обитает данная жертва, часто можно защитить, затратив, конечно, на это определенные усилия. Охранять участок с пищевыми объектами иногда бывает нелегко, особенно если объекты эти очень редки или исключительно подвижны. При таких условиях кормовые территории не возникают в эволюции, поскольку затраты на их защиту превышают выгоды, которые могут быть при этом получены (Brown, 1964). Оптимальный размер территории соответствует такому случаю, когда разница между выгодой, полученной от ее защиты, и затратами на защиту достигает максимальной величины (рис. 5.30).

Часто птицы, гнездящиеся колониями (например, морские птицы и ласточки), защищают свою гнездовую территорию, но так как их пищевые объекты очень подвижны и, следовательно, трудны для охраны, у этих видов нет кормовых территорий и они кормятся совместно. Особенно развита территориальность у насекомоядных и хищных птиц, что, возможно, связано с необходимостью экономии энергии при полете (гл. 4) и с их большой подвижностью, которая делает защиту территории экономически выгодной. Обычно самцы этих видов устанавливают границы территорий ранней весной, часто еще до прилета с зимовки самок. В течение этого периода между самцами происходят многочисленные столкновения, а нередко и настоящие драки за право обладания определенной территорией. Однако, когда начинается пора высиживания яиц и выкармливания птенцов, случаи оспаривания границ территорий становятся значительно менее острыми, и самцы заявля-



Рис. 5.29. Схема, показывающая взаимодействие различных факторов, влияющих на эволюцию территориальности. (Из Brown, 1964.)

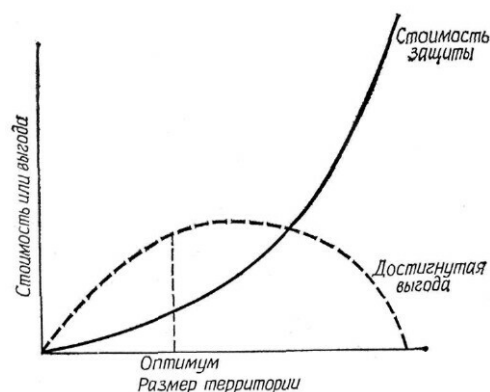


Рис. 5.30. Стоимость защиты территории монотонно возрастает с увеличением ее площади, но получаемые при этом выгоды, начиная с определенного размера территории, сокращаются. При оптимальной величине территории *разность* между выгодами и затратами максимальна.

ют о своих территориальных правах только в течение короткого времени в утренние и вечерние часы.

Самцы желтоголовых американских славков распознают своих соседей по их территориальным песням. Воспользовавшись этим, Уидон и Фолс (Weedon, Falls, 1959) записывали песни славков на магнитофонную ленту, а затем, проигрывая ее в разных местах в разное время и с разной скоростью, наблюдали ответную реакцию самцов. Когда с соседней территории воспроизводили запись песни другой особи, не являющейся соседом (предварительно убрав настоящего соседа), то самец славки, реагируя на «нового» соседа,

пел очень часто и громко. Очевидно, испытуемый самец распознал подмену, поскольку такой бурной реакции на голос своего изначального соседа у него не наблюдалось. При использовании того же метода для изучения функции территориальной песни белошейной воробьиной овсянки было обнаружено (Falls, 1969), что чем чаще воспроизводится запись песни, тем сильнее ответная реакция. Следовательно, при более высоком уровне мотивации те птицы поют интенсивнее, у которых больше вероятность столкновения с захватчиком территории.

Распознавание территориальных сигналов ближайших соседей и ослабление реакции на них приносят безусловную пользу индивидууму. Бурное реагирование было бы бесполезной тратой времени и энергии, поскольку территориальные границы в данном случае уже установлены раньше. Оба индивидуума только выигрывают от такого «джентльменского соглашения», касающегося границ их территорий.

Наличие индивидуальных участков или территорий служит также и другим важным целям: ознакомившись с небольшой и конкретной территорией, животное может узнать: 1) когда и где можно найти пищу, 2) где находятся убежища от хищников и, в некоторых случаях, 3) когда и где можно ожидать встречи с хищником. Таким образом, оседлые особи обычно имеют явное преимущество по сравнению с непрерывно мигрирующими (так называемыми *бродячими*). Проблеме территориальности посвящена огромная литература, и интересующийся читатель может начать знакомство с ней, заглянув в библиографический список, приведенный в конце данной главы.

## СТРАТЕГИЯ ДОБЫВАНИЯ ПИЩИ

Другой важный аспект использования пространства — тактика добывания пищи, включающая те способы, посредством которых животное получает вещество и энергию, необходимую для роста, поддержания существования и размножения. Само добывание пищи, однако, также имеет определенную стоимость, поскольку в процессе его животное часто может подвергаться нападению хищника, а к тому же значительная часть времени, потраченного на поиски пищи, становится недоступной для других форм активности, в том числе для размножения. Оптимальная тактика добывания пищи максимизирует разность между полученными от него выгодами и необходимыми затратами. По-видимому, естественный отбор, действуя как эксперт по эффективности, часто благоприятствует такой оптимальной стратегии добывания пищи. Рассмотрим для примера животное, питающееся рядом жертв, различающихся своими размерами и по признаку, который можно назвать «способностью быть пойманной» (или просто доступностью). На-

сколько велико должно быть усилие, предпринимаемое животным для того, чтобы добыть жертву определенной доступности и определенного размера (а следовательно, и определенного содержания вещества и энергии)? Очевидно, что оптимальный потребитель охотно затрачивал бы больше энергии на поиск и поимку таких пищевых объектов, которые давали бы максимальный энергетический выход на единицу израсходованной энергии. Кроме того, животное, применяющее наилучшую стратегию добывания пищи, должно пользоваться для этого естественными маршрутами и не терять времени и энергии на поиски жертв в неподходящих местах или в неподходящее время. То, что бывает оптимально для одних условий, редко подходит для других, а конкретное строение животного также сильно ограничивает его возможности в добывании пищи. Существуют убедительные данные в пользу того, что животные действительно пытаются максимально повысить эффективность своего питания и теория оптимальной тактики добывания пищи довольно хорошо разработана (см. также с. 284—287).

Многие аспекты теории оптимизации добывания пищи в краткой форме отлично изложены Мак-Артуром в одной из глав его книги «Geographical ecology», специально посвященной «экономике выбора консумента» (MacArthur, 1972). Вначале Мак-Артур вводит несколько допущений: *А.* Для структуры среды характерна повторяемость, поэтому существует определенная статистическая вероятность обнаружения в ней конкретных ресурсов (местообитаний, микроместообитаний, пищевых объектов и т. п.). *Б.* Пищевые объекты образуют непрерывный унимодальный спектр, как, например, распределение насекомых различных размеров (Schoener, Janzen, 1968; Hespénhide, 1971). (Данное положение, очевидно, не соблюдается для состава пищи ряда животных, например насекомых-монофагов или вообще фитофагов, так как средства химической защиты растений в типичном случае дискретны; см. с. 244—248.) *В.* Животные, обладающие сходными фенотипами, обычно оказываются почти равноценными по своей способности добывать пищу, а промежуточный фенотип может наилучшим образом использовать тот вид пищи, который является промежуточным между оптимальными видами пищи для двух смежных фенотипов (см. также с. 275—279). И наоборот, близкие виды пищи потребляются с почти одинаковой эффективностью; так, эффективность питания ящерицы, челюсти которой имеют размер, оптимальный для поимки насекомых длиной 5 мм, оказывается лишь незначительно сниженной при поедании насекомых длиной 4 или 6 мм. *Г.* Соблюдается принцип подразделения, и ни один фенотип не может быть максимально эффективен при потреблении всех типов жертв. Повышение эффективности добывания определенного типа пищи обязательно приводит к снижению эффективности использования других пищевых объектов. *Д.* Конечная «цель» экономики отдельного индивидуума — максимиза-

ция суммарного потребления пищевых ресурсов. (Допущения *Б*, *В* и *Д* не являются основными.)

Затем Мак-Артур разбивает весь процесс добывания пищи на четыре этапа: 1) принятие решения, где искать; 2) поиск съедобных пищевых объектов; 3) по обнаружении местонахождения потенциального пищевого объекта принятие решения: преследовать его или нет; 4) преследование с *возможной* поимкой объекта и его поеданием. Эффективность поиска и преследования для каждого типа пищи в любом местообитании полностью определяется указанными выше допущениями, касающимися морфологии (допущение *В*) и повторяемости среды (допущение *А*). Кроме того, от эффективностей поиска и преследования зависят вероятности, связанные с соответствующими этапами (этапы 2 и 4) добывания пищи. Мак-Артур, таким образом, рассматривает только два решения, предпринимаемые искомым животным: «Где искать пищу?» (этап 1) и «Какие пищевые объекты преследовать?» (этап 3). Очевидно, что наилучший консумент должен добывать свою пищу там, где вероятность встретить ее максимальна; к данному решению легко прийти при наличии определенного знания о вышеупомянутых эффективностях и структуре окружающей среды (на самом деле животные не обладают, конечно, подобной информацией). Решить, какие пищевые объекты преследовать, также несложно, поскольку, найдя потенциальный пищевой объект, консумент имеет только две альтернативы: или преследовать данный объект, или продолжить поиск лучшего объекта, а обнаружив последний, начать его преследование. Оба решения заканчиваются началом нового поиска, так что наилучший выбор, очевидно, тот, при котором за единицу времени потребляется наибольшее количество пищи. Таким образом, оптимальный потребитель должен принять решение о преследовании определенного пищевого объекта только в том случае, если за время, необходимое для его поимки и поедания, он не сможет обнаружить, поймать или съесть лучший объект (т. е. такой, который даст ему больше энергии на единицу затраченного времени).

Многие животные, например насекомоядные птицы, проводят значительную часть своего времени в поисках добычи — мелких малоподвижных насекомых, но расходуют на их преследование, схватывание и поедание сравнительно мало времени и энергии, так как обычно это бывает достаточно легко. У таких «искателей» (searchers) среднее время поиска в расчете на один съеденный объект велико в сравнении со средним временем, затраченным на преследование, и поэтому наилучшей стратегией будет такая, при которой поедаются все встреченные съедобные насекомые. Другие животные — «преследователи» — (pursuers) затрачивают немного энергии на поиски добычи, но овладение ею требует от них значительных усилий. Такие животные (к которым относятся, например, сокол или лев) должны выбирать жертву, на преследование

которой тратится в среднем мало времени и не очень много энергии. Соответственно «преследователи» должны быть более разборчивы и более специализированы, чем «искатели». Кроме того, поскольку в местах, богатых пищей, среднее время поиска, приходящееся на один пищевой объект, меньше, чем в местах, бедных пищей, оптимальной стратегией консумента в первом случае будет ограничение своего рациона только наилучшими видами пищи. До настоящего времени теория оптимальной стратегии добывания пищи развивалась главным образом с помощью понятия скорости потребления энергии в единицу времени. Роль лимитирующих факторов, например находящихся в дефиците биогенных элементов, и риск подвергнуться нападению хищника пока еще не принимались во внимание. (Оптимальная стратегия добывания пищи рассматривается дальше на с. 284—287).

#### ПОЛ, СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ, ПОЛОВОЙ ОТБОР И ТИПЫ БРАЧНЫХ ОТНОШЕНИЙ

Половое размножение, по-видимому, встречается у подавляющего большинства организмов, хотя существует целый ряд растений и беспозвоночных животных, использующих его очень редко. Эволюционное происхождение и селективное преимущество (или преимущества) полового размножения по-прежнему остаются одной из главных нерешенных проблем биологии (Williams, 1971, 1975). Половой процесс позволяет генам, образующим генофонд популяции, в каждом поколении перемешиваться и образовывать различные новые сочетания. Генетическая изменчивость как таковая создается именно в результате полового размножения. Потенциальная скорость эволюции популяций с половым размножением выше, чем у организмов, размножающихся бесполым путем, поскольку в случае полового размножения одна особь может накапливать множество благоприятных мутаций. Однако сама по себе быстрота потенциальной эволюции не приносит выгоды конкретной особи. Конечно, половое размножение является основой существования диплоидных организмов и, несомненно, их древним и очень примитивным признаком. Однако для отдельного индивидуума половое размножение расточительно, так как гены его смешиваются с генами другого организма и, следовательно, каждому потомку переходит только половина генома. В противоположность этому самка, размножающаяся бесполым путем (в том числе и партеногенетически), передает каждому из своих потомков только свой собственный геном. Даже Фишер (Fisher, 1930) полагал, что разделение полов возникло в эволюции для блага группы путем группового отбора. Весьма удивительно, что, несмотря на многократно происходившие в эволюции случаи временной утраты сексуальности и ее вторичного развития, видимо, только сравнительно немногие организмы

полностью утратили способность обмениваться генами с другими организмами на протяжении геологического времени. Вероятно, эволюционные преимущества, даваемые генетической рекомбинацией и возросшей изменчивостью, оказываются более существенными, чем те выгоды (в сравнении с недостатками), которые дает полный переход всего генотипа из поколения в поколение. Одно из преимуществ, даваемое индивидууму половым размножением, заключается в том, что он может повысить общую приспособленность своего потомства, смешав свои гены с другими генами, благоприятно влияющими на его выживаемость. Конечно, может наблюдаться и обратное явление, так как, спариваясь с менее приспособленным партнером, организм может снизить свою приспособленность. (Однако в той степени, в которой гетерозиготность сама по себе увеличивает приспособленность, половое размножение, безусловно, выгодно для особей.)

Существуют различные формы полового размножения. Организмы могут быть *обоопольными*, или гермафродитами, причем в случае *одновременного гермафродитизма* один индивидуум в одно и то же время имеет мужские и женские гонады (как у многих беспозвоночных и растений), а в случае *последовательного гермафродитизма* происходит смена пола с возрастом (например, при *протерандрии* каждая особь в молодом возрасте функционирует как самец, а в более старшем — как самка). По-видимому, наиболее распространены *раздельнополюсы* организмы, у которых особи могут быть либо одного, либо другого пола (как у большинства позвоночных и некоторых растений).

В популяциях многих двуполовых организмов соотношение самцов и самок примерно одинаковое. *Соотношение полов* определяется как доля самцов в популяции. Для большей точности различают соотношение полов в момент оплодотворения (*первичное соотношение полов*) и в конце периода родительской опеки (*вторичное соотношение полов*). Соотношение полов у животных, которые только недавно обрели независимость, но еще не размножаются (например, у вылетевших из гнезда птенцов), называют *третичным*, а у взрослых размножающихся особей — *четвертичным*.

Почему численности особей противоположных полов обычно равны и, следовательно, половое соотношение равно 0,5? Дарвин (1871) полагал, что такое соотношение выгодно группе, так как в пределах каждого пола оно до минимума сокращает конкуренцию за полового партнера. Другие исследователи считали, что, поскольку один самец может легко оплодотворить довольно много самок, «для вида было бы лучше» изменить соотношение полов в популяции в сторону преимущественного развития самок, так как это привело бы к увеличению общего числа произведенных потомков. В аналогичных рассуждениях признается иногда, что самцы слишком многочисленны и поэтому «необязательны». Так как подобные интерпретации апеллируют к концепции группового отбо-

ра, предпочтительнее искать объяснение равенства численности полов в понятиях отбора на уровне особей. Данная проблема впервые также была решена Фишером (Fisher, 1930), подчеркнувшим, что у диплоидных организмов, размножающихся половым путем, каждому поколению переходит ровно половина генов (точнее, половина аутомомных хромосом) от самцов и половина от самок. Хотя это утверждение и означает просто, что каждый организм имеет мать и отца, оно имеет важные следствия, касающиеся соотношения полов. Объяснения Фишера по поводу данного соотношения точны и логически обоснованны: «Молодые особи любого вида, приступающие к самостоятельному образу жизни, снабжены определенным биологическим капиталом, заимствованным у своих родителей. Размер этого капитала может сильно варьировать у разных видов, но у всех движимые инстинктом родители должны расходовать дополнительно питание на свое потомство вплоть до момента обретения им независимости от родителей. Давайте рассмотрим репродуктивную ценность этого потомства тогда, когда родительские затраты на него прекращаются. Ясно, что для поколения в целом суммарная репродуктивная ценность всех самцов точно равна суммарной репродуктивной ценности самок, так как каждый из полов должен наполовину участвовать в образовании потомства. Из сказанного следует, что соотношение полов под влиянием естественного отбора будет подгоняться таким образом, чтобы суммарные затраты родителей на детей обоих полов были одинаковы. В противном случае, например, если суммарные расходы на самцов будут меньше, чем на самок, родители, производящие благодаря своим особенностям больше самцов, должны вследствие равенства репродуктивных ценностей обоих полов при тех же затратах образовать большую репродуктивную ценность и стать предками большего числа потомков, чем родители, производящие преимущественно самок. В подобной ситуации отбор должен сдвигать соотношение полов до тех пор, пока затраты на самцов точно не уравниваются затратами на самок. Если молодые особи мужского пола в период зависимости от родителей подвержены большей смертности (как, например, у человека), то их образование обходится дороже, так как будущие расходы на каждую благополучно родившихся особей мужского пола включают затраты не только на тех особей, которые успешно переживут весь период зависимости от родителей, но и на определенное число особей, которые погибнут преждевременно, не получив еще всей предназначенной для них доли родительских затрат. Следовательно, средний расход на каждого выросшего мальчика больше, а на каждого рожденного мальчика меньше, чем соответствующие расходы на девочек того же возраста. Из сказанного выше мы должны заключить, что естественный отбор приводит к тому, что рождается больше мальчиков, но затем, вследствие их более высокой смертности, к концу периода

родительской опеки девочек становится больше. Фактическое соотношение полов у человека довольно близко к отношению 1:1, особенно если принять во внимание значительное снижение младенческой и детской смертности, происшедшее в последнее время. А поскольку упомянутое регулирование осуществляется за счет неравенства соотношения полов в момент зачатия (которое априорно никак не может быть объяснено), нельзя не прийти к выводу, что соотношение полов действительно контролируется подобным способом.

Таким образом, соотношение полов в конце периода заботы о потомстве зависит от дифференциальной смертности за этот период, а также от дифференциальных (если таковые существуют) требований, предъявляемых в это время молодыми особями. В период половозрелости дифференциальная смертность не влияет на соотношение полов. Таким образом, относительные численности особей разного пола, приближающихся к половозрелости, могут изменяться без соответствующей компенсации посредством дифференциальной смертности на протяжении промежутка времени между окончанием периода зависимости от родителей и моментом достижения половозрелости. Однако любая существенная дифференциальная смертность в этот период будет контролироваться естественным отбором, поскольку равенство суммарных репродуктивных ценностей обоих полов приводит к тому, что представители менее многочисленного пола будут более ценными, а следовательно, и интенсивнее будет отбор в пользу всех изменений, направленных на сохранение особей более редкого пола. Численности особей разного пола к моменту достижения половозрелости могут быть неравными, если различия в строении или в поведении разных полов выгодны по другим причинам, но любое существенное и сохраняющееся численное неравенство полов в период половозрелости должно сопровождаться дифференциацией полов, имеющей решающее биологическое значение» (Fisher, 1930, с. 142—143).

Фишер приходит к выводу, что оптимальный организм в состоянии равновесия должен тратить на образование потомства каждого пола ровно половину своего репродуктивного усилия. Таким образом, если продуцирование одного самца связано примерно с такими же затратами, что и продуцирование одной самки, то оптимальное соотношение полов в семье должно быть 50:50 при условии, что популяция находится в состоянии равновесия или в состоянии, близком к нему. Обратите внимание, что в аргументацию Фишера никак не входит конкуренция за брачного партнера, поскольку предполагается, что все самцы имеют одинаковые шансы на спаривание (так же как предполагается, что все самки имеют одинаковую приспособленность).

На рис. 5.31 и в табл. 5.5 приведен пример двух гипотетических популяций, иллюстрирующий принцип Фишера. В первом случае не наблюдается каких-либо различий в энергетических затратах на



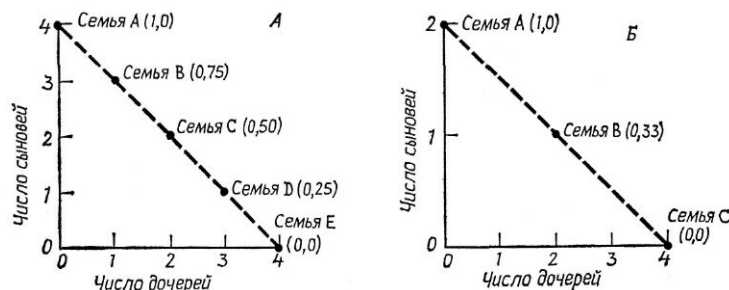
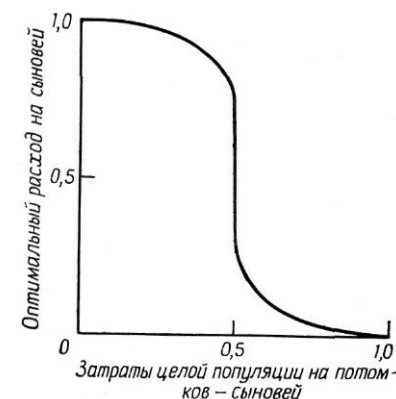


Рис. 5.31. Гипотетическая схема, показывающая возможные варианты структуры семей, в которых для родителей нет разницы в затратах на потомков того или иного пола (А) и такая разница имеется (Б). Предполагается, что общий вклад родителей в каждое размножение — постоянная величина. В случае А затраты на потомков обоих полов одинаковы и оптимальное соотношение полов в семье 0,5 (в условиях равновесной популяции). В случае Б потомки мужского пола обходятся родителям в два раза дороже, чем потомки женского пола, и затраты на потомков обоих полов уравниваются при семейном соотношении полов 0,33 (снова при условии равновесной популяции). В табл. 5.5 и в тексте разъясняется, почему в равновесной популяции родительский вклад должен точно разделяться поровну между потомками обоих полов.

образование потомков того или иного пола, и родительский вклад может быть непосредственно переведен в количество потомков, что приводит в состоянии равновесия к оптимальному соотношению полов, равному 0,5. Однако если вклад родителей в образование одного потомка меняется в зависимости от его пола, то численного равенства полов в потомстве уже не наблюдается. Так, например, если эти вклады различаются в два раза, то оптимальное соотношение полов при равновесии будет равно 0,33 или 0,67 в зависимости от того, образование особей какого пола обходится дороже. В обоих случаях, если соотношение полов в популяции будет отличаться от оптимального соотношения полов в одной семье при условии равновесия, то последнее соотношение будет изменяться. В подобных ситуациях семьи, продуцирующие больше особей дефицитного пола (в сравнении с соотношением полов при равновесии), имеют селективное преимущество. Последнее обстоятельство приводит к дополнительному производству особей того пола, которого недостает, что в свою очередь сдвигает соотношение полов в популяции в сторону равновесия. Соотношение полов в популяции представляет собой частный случай *зависящего от частоты отбора*, происходящего тогда, когда селективная ценность признака изменяется в зависимости от частоты его встречаемости. Из рис. 5.32 видно, как оптимальное соотношение полов в семье связано с соотношением полов в популяции при условии равной цены их продуцирования. Данный обобщенный график показывает зависимость оптимального вклада семьи в продуцирование самцов от крупных перемен в затратах на него всей популяции. Обратите

Рис. 5.32. Оптимальные для семьи затраты на сыновей изменяются в зависимости от затрат на потомков мужского пола популяцией в целом.



внимание, что, когда затраты на потомство обоих полов в среднем для популяции уравновешены (1:1), разнообразие оптимальных семейных стратегий в образовании потомков того или иного пола может быть очень большим. По мере того как суммарные для популяции расходы на продуцирование потомства разных полов становятся все более неравными, оптимальные тактики семей все более сдвигаются в сторону преимущественного образования более ценного, малочисленного пола.

Таким образом, единственный фактор, который может влиять на первичное и вторичное соотношение полов, — это разница в стоимости потомков разного пола для их родителей. Особый случай представляет собой дифференциальная смертность разных полов в *период родительской опеки* (рис. 5.33). Поскольку дифференциальные энергетические требования и дифференциальная смертность разных полов после этого периода уже не связаны с родительскими затратами, они не могут непосредственно вызвать изменение первичного или вторичного соотношения полов до тех пор, пока их эффекты не проявятся также и в период родительской опеки. Половому диморфизму, т. е. физиологическим, морфологическим и поведенческим различиям между полами, уделяется важное место в любой дискуссии, касающейся соотношения полов. Ниже мы рассмотрим огромное разнообразие экологических факторов, способных влиять на половой диморфизм, причем особенно подробно обсудим половой отбор и систему брачных отношений, которые между собой сложным образом взаимосвязаны.

Фишер (Fisher, 1958a) цитирует неназванного «современного» биолога, задающего вопрос: «Какое преимущество имел бы *любой вид*, если бы самцы сражались из-за самок, а самки сражались из-за самцов?» (курсив мой. — Э.П.). Как отмечает далее Фишер, такой вопрос является ложным по сути, поскольку основные единицы естественного отбора — это особи, а не виды. Вопрос, таким

Таблица 5.5. Сравнение вклада в будущие поколения разных семей, принадлежащих к популяциям с разным соотношением полов для случаев А и Б, проиллюстрированных на рис. 5.31

Случай А	Число самцов	Число самок
Начальное состояние популяции	100	100
Семья А	4	0
Семья С	2	2
Последующее состояние популяции (сумма)	106	102
$C_A = 4/106 = 0,03773$ $C_C = 2/106 + 2/102 = 0,03846$ (семья С имеет больший репродуктивный успех)		
Случай Б	Число самцов	Число самок
Начальное состояние популяции	100	100
Семья А	2	0
Семья В	1	2
Последующее состояние популяции	103	102
$C_A = 2/103 = 0,01942$ $C_B = 1/103 + 2/102 = 0,02932$ (семья В более успешна)		
Начальное состояние популяции	100	100
Семья В	1	2
Семья С	0	4
Последующее состояние популяции	101	106
$C_B = 1/101 + 2/106 = 0,02877$ $C_C = 4/106 = 0,03773$ (семья С более успешна, чем семья В)		
Естественный отбор будет благоприятствовать семьям, в которых больше самок, до тех пор, пока популяция не достигнет равновесного соотношения полов (ниже)		
Начальное состояние популяции	100	200
Семья В	1	2
Семья С	0	4
Последующее состояние популяции	101	206
$C_B = 1/101 + 2/206 = 0,01971$ $C_C = 4/206 = 0,01942$ (теперь имеет преимущество семья В)		

Примечание. Вклад семьи *x* сокращенно обозначается  $C_x$ .

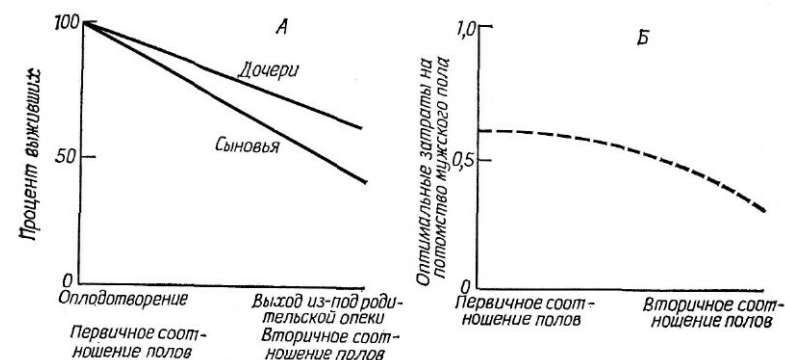


Рис. 5.33. Если в период родительской опеки для потомства разного пола характерен разный уровень смертности, то расходы родителей на оба пола могут быть уравновешены только при смещенном первичном или вторичном соотношении полов. Например, если сыновья умирают в более раннем возрасте, чем дочери (А), то оптимальное первичное соотношение полов будет сдвинуто в сторону сыновей, а оптимальное вторичное соотношение — в сторону дочерей (Б). Криволинейность обусловлена тем, что доля самцов относительно самок сокращается все быстрее по мере того, как последние накапливаются в популяции.

образом, отражает позицию сторонника группового отбора. На протяжении нескольких следующих страниц мы уточним, почему приведенный вопрос бессмыслен с экологической точки зрения.

Предположим, что некая особь смешивает свои гены (в процессе полового размножения) с генами другой особи, значительно отличающейся по своему фенотипу. Особь, спаривающаяся с очень приспособленным партнером, смешивает свои гены с «хорошими» генами партнера и, таким образом, передает их будущим поколениям более эффективно, чем другая генетически идентичная особь (близнец), спаривающаяся с менее приспособленным партнером. Следовательно, те члены популяции, которые находят наилучших партнеров для спаривания, вносят значительно больший численный вклад в будущие поколения. В результате этого *в пределах* каждого пола возникает конкуренция за лучших половых партнеров противоположного пола, ведущая в свою очередь к появлению *внутриполового компонента полового отбора*. Внутриполовой отбор обычно вызывает антагонистические и агрессивные взаимоотношения между представителями одного пола, в результате которых особи, способные доминировать над другими, занимают относительно лучшее положение. Настоящие физические схватки особей обычно не являются необходимыми, и простых жестов (или каких-либо других проявлений своей «мощи») достаточно для того, чтобы определить, кто стал «победителем» при очередной встрече. Данное поведение имеет определенный селективный смысл: поскольку исход подобного «сражения» очевиден, вряд ли может быть извлечена какая-нибудь дополнительная

польза из настоящей схватки, скорее это может привести только к неблагоприятным последствиям из-за реального риска ранения обоих соперников. Сходные соображения применимы и к проблеме защиты территории.

Мэйнард Смит (Maynard Smith, 1956) убедительно продемонстрировал наличие определенного предпочтения брачных партнеров в лабораторных популяциях плодовой мушки *Drosophila subobscura*. Самки этих мух обычно спариваются только один раз в течение своей жизни и хранят сперматозоиды в семяприемнике. Самцы спариваются многократно. Мэйнард Смит скрещивал генетически сходных самок с двумя линиями самцов — одной инбредной (гомозиготной) и другой — аутбредной (гетерозиготной), а затем собирал все яйца, отложенные самками в течение всей их жизни. Выяснилось, что обе группы самок дали одинаковое число яиц, но процент яиц, из которых вылупились личинки, сильно различался. Каждая самка, спарившаяся с инбредными самцами, отложила в среднем по 264 оплодотворенных яйца, тогда как на 1 самку, спарившуюся с аутбредным самцом, приходилось в среднем по 1134 оплодотворенных яйца (следовательно, эти самки производили в четыре раза больше жизнеспособных потомков). Мэйнард Смит полагал, что в данном случае среди самок должен был происходить строгий отбор на предпочтение спариваться с аутбредными, а не с инбредными самцами. Когда девственных самок помещали в сосуд с аутбредными самцами, то в течение часа 90% их спаривалось, тогда как при объединении их с инбредными самцами только 50% самок спаривалось в течение первого часа. Самцы обоих типов усиленно ухаживали за самками и пытались с ними спариваться, но аутбредные самцы оказались в этом отношении гораздо более удачливыми. Тщательно наблюдая за брачными ухаживаниями этих маленьких мух, Мэйнард Смит обнаружил, что инбредные самцы в сравнении с аутбредными медленнее реагировали на специальный быстрый танец самок (side-step dance). По-видимому, из-за такого промедления самке часто отвергали предложения инбредных самцов и улетали до того, как были осеменены. Указанные наблюдения убедительно свидетельствуют о том, что самки оказывают предпочтение определенным самцам. Подобный выбор брачного партнера почти наверняка существует в большинстве естественных популяций, хотя выявить его обычно нелегко. В эволюционных масштабах времени действие естественного отбора приводит к возникновению корреляции между приспособленностью самцов и предпочтением, оказываемым им самками, поскольку те самки, которые выбирают наиболее приспособленных самцов, соединяют свои гены с лучшими генами и, следовательно, дают наиболее приспособленных потомков мужского пола (приспособленность самок по тем же самым причинам коррелирует с предпочтением, оказываемым им самцами).

В результате подобных брачных предпочтений в популяции образуется определенная, свойственная ей *структура скрещиваний*. Один крайний вариант этой структуры — инбридинг, при котором друг с другом скрещиваются генетически сходные организмы (*гомогамия*), а другой крайний вариант — аутбридинг, при котором скрещиваются генетически различающиеся организмы (*гетерогамия*). Аутбридинг ведет к соединению непохожих генов и, таким образом, порождает генетическое разнообразие. Инбридинг дает в локальном масштабе генетическую однородность, хотя при этом изменчивость может сохраняться в пределах более обширного географического района. Оба крайних варианта представляют собой примеры неслучайных структур скрещивания; *панмиктические* популяции со случайным скрещиванием, описываемые уравнением Харди — Вайнберга, занимают промежуточное положение между двумя указанными крайними вариантами. Маловероятно, однако, что в природе действительно существуют панмиктические популяции.

Популяции животных характеризуются также определенными *системами брачных отношений*. Подавляющее большинство видов насекомоядных и хищных птиц, а также хищных млекопитающих *моногамны*, т. е. брачную пару образует один самец и одна самка. В подобных случаях обычно оба родителя принимают участие в воспитании потомства. *Полигамия* — это такая система брачных отношений, при которой одна особь вступает в брачную связь одновременно с более чем одним представителем противоположного пола. Существуют два типа полигамии, в зависимости от того, какой пол поддерживает множественные связи. У некоторых птиц, например у желтоголового трупяла, один самец имеет одновременно брачные связи с двумя или большим числом самок (*полигиния*). Значительно реже встречается *полиандрия*, при которой одна самка поддерживает брачные отношения с более чем одним, самцом. Полиандрия, по-видимому, наблюдается иногда у птиц, в частности у некоторых видов якан, пастушковых и тинамовых. При *полибрахигинии* (Selander, 1972) один самец вступает в кратковременную брачную связь с несколькими самками поочередно; в типичном случае такая связь устанавливается только на время, необходимое для копуляции и осеменения. Полибрахигиния встречается у ряда птиц (в том числе у некоторых скворцов, колибри и тетеревиных) и млекопитающих (многих ластоногих и некоторых копытных). Наконец, идеальная структура брачных отношений (или, может быть, правильнее сказать отсутствие таковых) — это *промискуитет*, когда любая особь имеет равную вероятность скрещивания с любой другой особью. Истинный промискуитет, приводящий к панмиктической популяции, в высшей степени маловероятен и, по-видимому, не существует. Может быть, отчасти к нему приближаются некоторые многощетинковые черви и морские лилии, выпускающие свои гаметы просто в море, или наземные

ветроопыляемые растения, т. е. такие организмы, гаметы которых переносятся водными течениями или воздушными потоками. Однако даже у этих прикрепленных организмов, по-видимому, встречаются различные формы химической дискриминации гамет и соответственно — предпочтения при скрещивании.

Тот компонент полового отбора, который связан с отношениями представителей разных полов, называется *эпигамным отбором*. Его часто определяют как «возрастание репродуктивного преимущества тех генотипов, которые обеспечивают наиболее сильные гетеросексуальные стимулы», или также как «борьбу полов». Эпигамный отбор оперирует предпочтением в выборе брачного партнера. Первостепенное значение имеет тот факт, что особенности, максимизирующие приспособленность самца, не обязательно совпадают с таковыми самки, и соответственно наоборот. Например, у большинства позвоночных животных самцы обычно могут оставить больше генов в условиях полигинии или полибрахигинии, тогда как самка, по-видимому, достигнет максимального репродуктивного успеха при моногамии или полиандрии. Поскольку сперматозоиды мелки и их образование требует незначительных энергетических затрат, они образуются в больших количествах, а так как вклад самцов позвоночных в каждый акт размножения сравнительно мал, они могут спариваться часто и достаточно неразборчиво (иными словами, самцы тяготеют к промискуитету). Самки позвоночных, наоборот, обычно вносят гораздо больший вклад в каждый акт размножения, так как образование яиц или детенышей требует больших энергетических затрат. Из-за того что самки гораздо сильнее связаны с каждым актом размножения, они склонны предъявлять значительно более строгие требования к брачному партнеру, чем самцы, и гораздо более разборчивы. Отказываясь спариваться с самцами, которым свойствен промискуитет, самки позвоночных могут иногда «заставить» самцов стать моногамными и внести свою долю в воспитание потомства. Фактически полигиния — это такой исход борьбы полов, при котором выигрывают самцы (патриархат), а полиандрия — при котором выигрывают самки (матриархат). Моногамия представляет собой компромисс между этими двумя крайними вариантами. При моногамной системе брачных отношений самец должен быть уверен в том, что потомство, которое он выращивает, его, так как в противном случае он может тратить энергию на чужого самца (забудьте, что для самок такой проблемы не возникает). Неудивительно, что моногамные самцы ревниво охраняют своих самок от копуляций с посторонними самцами. Вместе с тем самки, связанные моногамными отношениями, очень уязвимы дезертирством самцов в случае начавшегося размножения.

Рассмотрим теперь экологические факторы, определяющие систему брачных отношений. Иногда можно встретить утверждение, что данной системой «руководит» соотношение полов; при

такой интерпретации недостаток самцов приводит к полигинии, а недостаток самок — к полиандрии. Согласно этому объяснению, многие виды являются моногамными просто потому, что численности разных полов у них примерно равны. На самом деле справедливо прямо противоположное утверждение, а именно то, что половой отбор и системы брачных отношений косвенным и прямым образом определяют половой диморфизм, а следовательно, и различные соотношения полов. У многих птиц и некоторых млекопитающих существуют текущие популяции неразмножающихся самцов. Наличие их может быть легко продемонстрировано простым изъятием размножающихся особей: обычно они быстро замещаются более молодыми и менее опытными самцами (Stewart, Aldrich, 1951; Hensley, Cope, 1951; Orians, 1969b).

Из 291 вида североамериканских воробьиных только у 14 видов (т. е. у 5%) регулярно наблюдается полигиния (Werner, Willson, 1966). Из этих 14 видов 11 (почти 80%) гнездятся в прериях, болотистых ландшафтах и саваннах. Согласно предположению Вернера и Уилсона, в этих чрезвычайно продуктивных местообитаниях постоянно появляются новые поколения насекомых и таким образом быстро возобновляется запас пищи, что позволяет нескольким самкам использовать одну и ту же кормовую территорию. Однако полигинные виды воробьиных, обитающих в Европе (которые также составляют около 5% общего числа видов) не стремятся к гнездованию в подобных местообитаниях (Haartman, 1969). Основываясь на каких-то не очень ясных обстоятельствах, Хартман (Haartman, 1969) высказал мнение о ведущей роли в определении полигинной системы брачных отношений наличия закрытых безопасных гнезд, а не особенностей областей их гнездования. Были высказаны также предположения (Crook, 1962, 1963, 1964, 1965), что среди африканских ткачиков моногамия развивается при условии малого количества пищи и необходимости участия обоих родителей в выкармливании птенцов, тогда как полигиния развивается в продуктивных местообитаниях, где пищи много и необходимость помощи самца в выкармливании птенцов не столь велика. Подобные аргументы, конечно, полностью игнорируют «борьбу полов» (эпигамный отбор).

Одним из лучших полевых исследований полигинии до настоящего времени остается работа Вернера (Werner, 1964), изучавшего американских длинноклювых болотных крапивников в штате Вашингтон. Самцы этого вида строят в разных местах своих территорий фиктивные гнезда (не используемые самками). Во время периода ухаживания самец сопровождает самку по всей своей территории и демонстрирует ей все фиктивные гнезда (что, вероятно, позволяет самкам оценить качество территории данного самца). У некоторых самцов было по две самки (а у одного даже три), тогда как на прилегающих участках обитали самцы, имеющие только по одной самке или вообще холостые. Территории полигам-

ных самцов по сравнению с территориями моногамных самцов и холостяков отличались не только большим размером, но и тем, что на них произрастало больше отдельных возвышающихся растений, на которых преимущественно кормятся самки крапивников. Вернер предположил, что самка, находящаяся в брачной связи с самцом, который имеет еще одну самку, занимает лучшую территорию и способна выкормить больше потомков, чем самка, вступающая в связь с холостым самцом, занимающим худшую территорию, хотя в первом случае она получает от самца меньшую помощь. Подобное явление было описано также для краснокрылых трупялов (рис. 5.34). Как отмечает Вернер, эволюция полигинии зависит от способности самцов защитить территорию, на которой пищи достаточно для того, чтобы обеспечить существование более чем одной самки и ее потомства. Это условие, необходимое для возникновения в эволюции полигинии, может соблюдаться только в очень продуктивных местообитаниях. Самки длинноклювых болотных крапивников находятся между собой в антагонистических отношениях, поэтому самец не может спариться со второй самкой до тех пор, пока первая самка не начнет насиживать яйца. Таким образом возникает смена самок во времени (Verner, 1965). На основе работ Вернера по крапивникам и материалов по изучению трупялов, было выдвинуто представление о *пороге полигинии* (Verner, Willson, 1966), определяемом как минимальное различие в качестве территорий, удерживаемых самцами одного общего района, достаточное для того, чтобы благоприятствовать возникновению у самцов полигамных браков (рис. 5.35).

Значительно чаще, чем у птиц, полигиния встречается у млекопитающих. Возможно, это связано с тем, что у большинства млекопитающих только самки выкармливают своих детенышей и по крайней мере у травоядных самцы мало чем могут им помочь<sup>1</sup> (обычно таким видам свойствен ярко выраженный половой диморфизм). Замечательное исключение представляют собой хищные млекопитающие, которые в период размножения часто бывают моногамны, и самец участвует в добывании пищи как для самок, так и для детенышей (половой диморфизм у этих видов обычно выражен слабо). Большинство хищных и насекомоядных птиц также моногамны, и их самцы приносят корм птенцам. Половой диморфизм у этих птиц обычно выражен слабо, а если он и есть, то обычно у мигрирующих видов (Hamilton, 1961), для которых, как полагают, он важен в связи с необходимостью распознавания видов и образования брачных пар. Те птицы, у которых вылупляются уже довольно развитые птенцы (так называемые *выводковые* в противоположность *птенцовым*), как правило, характеризуются слабой заботой самцов о потомстве. У этих видов часто наблюда-

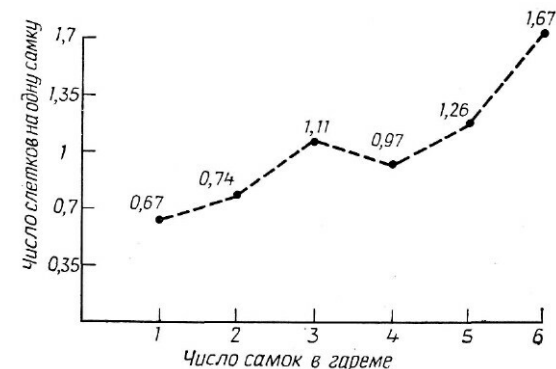


Рис. 5.34. Успех размножения самок краснокрылого трупяла, находящихся в брачных отношениях с самцами, обладающими гаремами разной величины. [Из Alcock, 1975. *Animal Behavior* (по данным Holm, 1973). Copyright by the Ecological Society of America.]

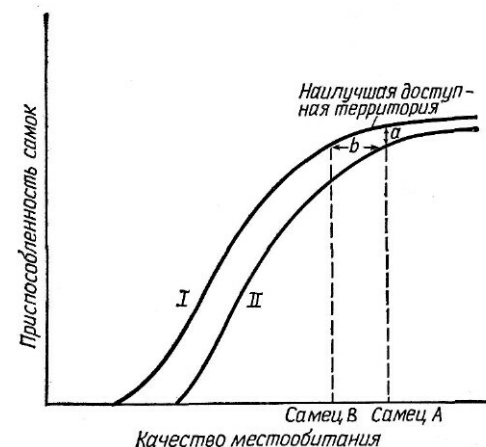


Рис. 5.35. Графическая модель, показывающая условия, необходимые для эволюции полигинии. Репродуктивный успех самок коррелирует с качеством окружающей среды, и самки выбирают таких брачных партнеров, которые дают им максимальную приспособленность. Расстояние *a* — это разница между приспособленностью самок, состоящих в моногамном браке (I), и приспособленностью самок, состоящих в бигамном браке (II), при условии, что и те и другие самки населяют сходные местообитания. Расстояние *b* — это *порог полигинии*, или та максимальная разница между качеством отдельных территорий, удерживаемых разными самцами одного района, которая достаточна для предпочтения самками бигамных браков. (По Orians, 1969b.)

<sup>1</sup> Вопрос о том, почему самцы млекопитающих не способны к лактации, остается нерешенным.

ется полигиния или полибрахигиния и обычно хорошо выражен половой диморфизм.

Если в популяции равное соотношение полов и моногамная система брачных отношений, то любой индивидуум (как самец, так и самка) имеет достаточно высокую вероятность спариться и передать следующему поколению свои гены. Однако при равном соотношении полов и полигинии избранная группа наиболее приспособленных самцов обеспечивает непропорционально большое число спариваний. Покрытые боевыми шрамами самцы морских львов (*Eumetopias jubata*), «отбившие» скалистые островки, на которых обычно происходит спаривание, часто имеют гаремы по 10–20 самок. В данном случае немногие доминирующие самцы являются отцами подавляющего большинства потомства, и их гены составляют половину генофонда последующего поколения. Поскольку признаки, обеспечивающие их высокие боевые качества и делающие их доминантными, наследуются и переходят сыновьям, борьба за брачную территорию в следующем поколении может усиливаться. Так как лишь те самцы, которые побеждают соперников, способны передать свои гены потомству, в данном случае строго соблюдается принцип «все или ничего». В результате такой интенсивной конкуренции за брачную территорию внутривидовой отбор приводит к ярко выраженному половому диморфизму в размерах: если вес взрослой самки обычно менее 500 кг, то вес взрослых самцов может достигать тонны. Различие в размерах полов особенно велико у калифорнийского морского льва *Zalophus californianus*, самки которого весят только около 100 кг, тогда как самцы — почти 500 кг. Вероятно, предел увеличения разницы в размерах определяется всевозможными другими экологическими факторами, например такими, как давление хищников, эффективность добывания пищи и ее доступность (см. также гл. 4 и 7).

В чем-то сходная ситуация наблюдается среди различных полигинных полибрахигинных видов птиц. Полибрахигиния встречается у многих тетеревиных, самцы которых проявляют свою половую активность в группах, собирающихся на токовищах. Доминируют обычно старшие самцы, которые занимают центральную часть общего токовища и участвуют в непропорционально большой доле спаривания. Самки, находящиеся на токовище, быстро бросают периферийных самцов, стремясь к спариваниям с самцами, занимающими центральное положение. Для многих тетеревиных характерен заметный половой диморфизм в размерах, оперении, окраске и поведении. В дополнение к внутривидовому отбору эпигамный отбор, действуя через выбор, осуществляемый самками, также может привести к возникновению и усилению полового диморфизма. Как правило, оба типа полового отбора происходят одновременно и различить их результаты часто бывает трудно. Выбор самками для спаривания ярких, бросающихся в глаза сам-

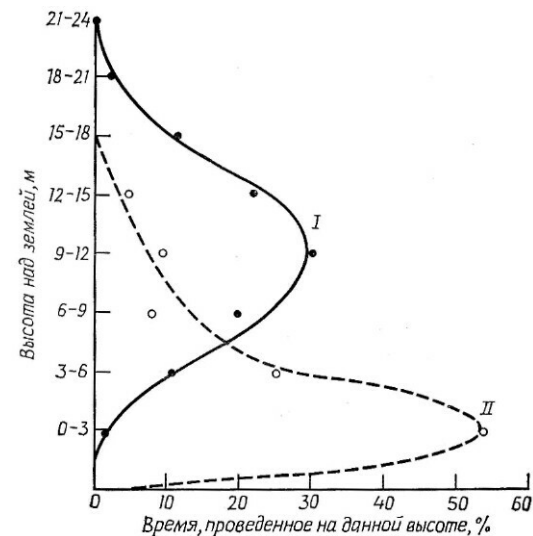


Рис. 5.36. График, показывающий, что самцы (I) красноглазого вироны (*Vireo olivaceus*) предпочитают кормиться на большей высоте, чем самки (II). (Из Williamson P., 1971. Copyright by the Ecological Society of America.)

цов, по-видимому, приводит к возникновению у самцов в процессе эволюции ряда странных признаков, таких, например, как очень длинные хвосты, характерные некоторым райским птицам. Беседковым птицам (шалашникам) удалось избежать яркости (а следовательно, и опасной заметности) путем выработки в эволюции уникальных особенностей поведения: самцы для привлечения самок и ухаживания за ними строят богато украшенные беседки, служащие как бы показателем сексуальной привлекательности самца. Весьма часто одни и те же половые признаки (такие, как размер, окраска, оперение, особенности пения и поведения) служат одновременно для демонстрации как своего положения среди представителей того же пола, так и своей привлекательности для особей противоположного пола. Подобное совпадение явно имеет эволюционный смысл, поскольку суммарная приспособленность особи определяется ее успехом, достигаемым совместным действием обоих типов полового отбора, которые между собой должны обычно положительно коррелировать. Кроме того, такое совпадение половых сигналов позволяет также экономить расход энергии.

Половой диморфизм иногда выполняет еще и другую экологическую функцию, уменьшая перекрывание ниш и снижая интенсивность конкуренции между представителями разных полов (рис. 5.36). У некоторых ящериц, обитающих на островах (Schoepf, 1967, 1968a), и некоторых птиц (Selander, 1966) сильный половой диморфизм в размере ротового аппарата (челюстей и клювов) коррелирует с дифференцированным использованием пищевых ресурсов (см. также гл. 7).

### ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ И ПОЛОЖЕНИЕ ОСОБИ В ПОПУЛЯЦИИ

Приспособленность организма определяется взаимодействием между его фенотипом и всей средой в целом. У видов, подверженных  $K$ -отбору, приспособленность особи определяется главным образом ее биотическим окружением, и особенно тем положением, которое она занимает в собственной популяции. Однако у видов, подверженных  $r$ -отбору, приспособленность часто может в меньшей степени определяться биотической средой и находиться под сильным влиянием абиотического окружения.

В сравнении с размножающимися особями члены неразмножающейся текущей популяции имеют очень низкую для данного момента приспособленность, хотя в дальнейшем она может и повыситься, если особи начнут размножаться. Даже внутри размножающейся популяции различные особи часто могут существенно различаться по своей приспособленности; например, среди длиноклювых болотных крапивников приспособленность отдельных самцов сильно варьирует, будучи более высокой у полигамных, чем у моногамных. Описано также преимущественное выедание хищниками «лишних» особей в популяциях виргинской куропатки и ондатры (Eggington, 1956, 1963): по-видимому, поймать оседлых особей, хорошо знающих свою территорию и индивидуальный участок, значительно труднее, чем бродячих, не имеющих в популяции твердого статуса.

### ПОДДЕРЖАНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ

Главный источник изменчивости особей — половое размножение; перетасовка и рекомбинация генов, происходящие в каждом поколении, приводят к тому, что в любой популяции, характеризующейся определенной генетической изменчивостью, регулярно появляются новые генотипы. У высокоразвитых организмов не бывает двух генетически идентичных особей (за исключением однояйцевых близнецов и потомства, образованного в результате бесполого размножения). Биологи, изучающие популяции, пытаются понять, как создается и поддерживается генетическое разнообразие природных популяций (Selander, Johnson, 1972). Указанное разнообразие как в пределах одной популяции, так и в их совокупности является продуктом многих генетических механизмов, в том числе таких, как сцепление генов, инверсии хромосом, транслокации и гетерозис (см. также гл. 1).

Для начала мы должны различать фенотипическую и генотипическую изменчивость. Фенотипический компонент изменчивости — это все наблюдаемое разнообразие, а генотипический компонент — это только та изменчивость, которая имеет генетическую основу. Обычно бывает трудно отличить изменчивость, генетически обу-

словленную, от изменчивости, вызванной воздействием внешней среды. Однако, выращивая в разных условиях клоны генетически идентичных особей (т. е. имеющих один и тот же генотип), биологи могут определить, какая доля изменчивости обеспечивается пластичностью развития конкретного генотипа в различных условиях среды.

Исследования родословных показывают, что примерно половина фенотипической изменчивости роста в популяциях человека имеет генетическую основу, а остальная изменчивость связана с воздействием внешней среды. Поскольку естественный отбор может действовать только на наследуемые признаки, непосредственная селективная ценность многих фенотипических вариантов может быть и невелика. Степень пластичности данного фенотипического признака (реализующаяся в процессе развития организма) сильно влияет на приспособленность организма. Если признак проявляется у большого числа особей, несмотря на их генетическое разнообразие и различия в окружающей среде, его называют *канализированным*. Вероятно, некоторые гены, например гены, обуславливающие так называемый «дикий тип» особей, канализированы довольно сильно, тогда как другие не являются такими жесткими детерминантами, позволяя их носителям изменяться в соответствии с изменениями внешних воздействий. Подобные фенотипические вариации, индуцированные влиянием окружающей среды, обычны у растений, но среди животных они встречаются не столь часто, возможно, из-за того, что подвижные организмы могут сами легко выбрать подходящие для них условия. Для организма может оказаться ценным с селективной точки зрения то, что некоторые его признаки находятся под строгим генетическим контролем, тогда как другие допускают некоторую гибкость в ответных реакциях на различные факторы внешней среды, увеличивая тем самым его индивидуальную приспособленность.

Сама по себе генотипическая и фенотипическая изменчивость, по-видимому, редко служит объектом естественного отбора, однако она часто может возрастать и поддерживаться на высоком уровне при помощи ряда других более или менее косвенных способов. Особенно важны изменения окружающей среды. В изменяющейся во времени среде постоянно меняется давление отбора, что в свою очередь обуславливает постоянную смену фенотипа, характеризующегося наибольшей приспособленностью. Реакция на давление отбора всегда происходит с неизбежным запаздыванием, и организмы, приспособившиеся выносить широкий диапазон различных условий, обычно находятся в преимущественном положении (гетерозиготы часто могут оказаться более приспособленными к переживанию в разнообразных средах, чем гомозиготы). В местообитаниях, которые изменяются труднопредсказуемым образом, успех размножения обычно может быть максимально увеличен продуцированием потомства с широким спектром фенотипов, что,

по-видимому, является главным преимуществом, даваемым половым размножением.

Сходные рассуждения применимы и к среде, меняющейся в пространстве, так как к наилучшему использованию различных «пятен» приспособлены обычно разные фенотипы (см. также гл. 7). В более широком географическом масштабе различия между отдельными местообитаниями, по-видимому, часто приводят к различиям в свойственном им отборе, а следовательно, и к возникновению ряда разных генофондов, каждый из которых адаптирован, к конкретным местным условиям. Потоки генов между такими дивергирующими популяциями и в пределах каждой из них могут даже в одном месте создать значительное генетическое разнообразие (процесс, объясняемый так называемой «гипотезой связи изменчивости с потоком генов», с. 345—346).

Конкуренция среди представителей одной популяции за предпочитаемые ресурсы (гл. 6) часто может дать относительное преимущество тем особям, которые в силу своих индивидуальных особенностей могут лучше использовать побочные ресурсы. Таким путем внутривидовая конкуренция может непосредственно благоприятствовать возрастанию изменчивости в пределах данной популяции. Благодаря существованию различий между особями популяция эффективно использует более широкий спектр ресурсов и характеризуется большей «шириной ниши», причем особенно важным оказывается ее «межфенотипический компонент» (Roughgarden, 1972, см. также с. 275—280 и 342—345). Поскольку упомянутая фенотипическая изменчивость особей способствует формированию более широкой популяционной ниши, подобное объяснение получило название «гипотезы изменчивости ниши» (Soule, Stewart, 1970). Похожая ситуация возникает и в среде, характеризующейся малой доступностью ресурсов, однако, поскольку в этом случае каждая особь должна обладать достаточно широкой нишей, различия между особями невелики (т. е. «внутрифенотипический» компонент ширины ниши выражен слабо, а «межфенотипический» — сильно).

Еще одно обстоятельство, делающее изменчивость выгодным признаком, связано с взаимодействиями между особями, относящимися к разным видам (гл. 6), особенно если эти виды — конкуренты или представляют собой хищника и жертву. Фишер (Fisher, 1958) представил эти межвидовые отношения и коэволюцию как связанные компоненты исполинской эволюционной игры, в которой каждый ход чередуется с ходом противника. Согласно предположению Фишера, эволюционировать против непредсказуемого и изменчивого полиморфного вида гораздо труднее, чем против более стандартного и предсказуемого мономорфного вида. Примером могут служить птицы, у которых в процессе добывания пищи формируется определенный «образ искомого», соответ-

ствующий наиболее часто встречаемым видам пищи, и которые нередко пропускают менее многочисленные, но вполне подходящие виды пищевых объектов.

### ОБЩЕСТВЕННОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ОТБОР РОДИЧЕЙ

Полагают, что довольно широкий круг экологических явлений выработался в процессе эволюции на благо популяции, а не особи. В данной связи уже обсуждались выше проблемы размера кладки, соотношения полов и полового отбора. Крики тревоги, возмещающие о хищнике и так называемое «благоразумное хищничество», будут рассмотрены в гл. 6, а «отбор на уровне экосистем» — в гл. 8. Другая обширная область, в которой скрыты возможности объяснения ряда процессов и явлений с позиции выгоды группы, — это общественное поведение. Почему, например, рабочая пчела жертвует своим собственным размножением для блага колонии? Хорошо известно, что она может даже пожертвовать своей жизнью ради защиты семьи. Для того чтобы найти возможный ответ на данный вопрос, необходимо рассмотреть сначала некоторые общие идеи и дать ряд определений.

Настоящий альтруизм встречается только тогда, когда одна особь испытывает определенные лишения, благодаря которым соседняя особь (или особи) получает каким-то образом определенную выгоду (рис. 5.37). Очевидно, что эгоистичное поведение всегда будет иметь селективное преимущество. Проблема состоит в том, чтобы объяснить наличие явно альтруистического поведения, подобного поведению рабочей пчелы.

	Сосед(и) выигрывает (ют)	Сосед(и) проигрывает (ют)
Индивидуум выигрывает	Псевдоальтруистическое поведение (отбор родичей)	Эгоистичное поведение (поощряется отбором)
Индивидуум теряет	Истинно альтруистическое поведение (отбрасывается отбором)	Обобщенно невыгодное поведение (отбрасывается отбором)

Рис. 5.37. Четыре возможных варианта поведения индивидуума и его влияния на соседа. Отбор родичей происходит тогда, когда индивидуум действительно больше выигрывает, чем теряет (что обусловлено преимуществами, даваемыми поддержанием своих генов у соседей, которые являются на самом деле родственниками). Данное обстоятельство позволяет считать такое поведение псевдоальтруистическим. Истинно альтруистическое поведение, при котором индивидуум действительно теряет, а его сосед выигрывает, неизвестно в природе (за исключением, возможно, только человека); кроме того, для эволюции истинного альтруизма необходим групповой отбор.



Как подчеркивает Гамильтон (Hamilton, 1964), само существование общественного поведения подразумевает, что *особи*, живущие кооперированными группами, фактически вносят больше генов в генофонд популяции, чем особи, живущие поодиночке. Таким образом, можно считать, что общественное поведение развивается в тех случаях, когда жизнь в группе дает явное преимущество. Развивая свой тезис, Гамильтон вводит понятие *отбора родичей* (kin selection) для обозначения отбора, действующего среди близкородственных индивидуумов и приводящего к образованию кооперации. В крайнем варианте особь теоретически должна пожертвовать своей собственной жизнью, если таким способом она может спасти по крайней мере пару близнецов, каждый из которых унаследовал от нее половину генов. Подобное поведение фактически более эффективно способствует процветанию и размножению генотипа, чем самого живущего организма, но его нельзя считать по-настоящему альтруистическим, так как особь, приносящая «жертву», на самом деле больше выигрывает, чем теряет. Отбор родичей действует более тонко: близкородственные особи с гораздо большей вероятностью выигрывают от такого псевдоальтруистического поведения, чем дальние родственники; для того, чтобы последние оказались в преимущественном положении, потери особи, оказывающей помощь, должны быть невелики, а дальних родственников, которым эта помощь оказывается, должно быть много. Таким образом, для того чтобы эволюция подобного псевдоальтруистического поведения была возможна, суммарная выгода, полученная от него родственниками, должна превышать потери, испытываемые псевдоальтруистом. Родительская забота, конечно, является специальным случаем отбора родичей.

Здесь следует еще раз сослаться на Фишера (Fisher, 1930), выдвинувшего интересные идеи при обсуждении проблемы проявления у насекомых в эволюции несъедобности и предупреждающей окраски. Многие несъедобные или даже ядовитые насекомые, особенно гусеницы некоторых бабочек, имеют яркую окраску, и позвоночные хищники, главным образом птицы, быстро обучаются не поедать их. Как отметил Фишер, трудность в объяснении появления кричаще яркой окраски состоит в том, что первые обладающие ею мутанты в высшей степени заметны и, по-видимому, вначале должны подвергаться усиленным атакам со стороны необученных хищников, а следовательно, — находиться в положении, крайне невыгодном с точки зрения отбора по сравнению с другими, не столь ярко окрашенными особями. Фишер предположил, что предупреждающая окраска может легче возникнуть в семейном скоплении близнецов-мутантов, обитающих на одной ветке, где сверхзаметные особи могут выступать в роли «псевдоальтруистов». Своим аргументам Фишер придал и количественный аспект, указав, что, хотя каждый из близнецов разделяет только поло-

вину генов, вследствие того что самих близнецов много, общее количество сохранившихся генов превышает количество, содержащееся в геноме одной погибшей особи.

Насекомые — представители отряда перепончатокрылых (Hymenoptera), куда входят муравьи, пчелы, осы и шершни, — часто образуют колонии и демонстрируют явно альтруистическое общественное поведение. У перепончатокрылых интересная гаплодиплоидная генетическая система: самцы образуются из неоплодотворенных яиц и являются гаплоидами. Таким образом, все гаметы, образуемые данным самцом, в генетическом отношении идентичны (за исключением случаев соматических мутаций) и несут полный геном самца. Иными словами, у самцов нет отца, но обязательно есть дед. Самки — нормальные диплоидные организмы, каждое яйцо которых включает ровно половину их генома. Поскольку у многих перепончатокрылых матка спаривается только один раз в течение жизни и запасает мужские гаметы в спермато-теке, все ее потомки имеют одного отца. В результате такой необычной системы передачи генов сестры оказываются между собой более близкими родственниками, чем мать и дочери, так как в первом случае у них три четверти общих генов, а во втором только половина. Из этого соотношения можно предсказать, что рабочим пчелам выгоднее помогать в выращивании своих сестер до половой зрелости, чем самим спариваться с самцами. Интересно, что иногда рабочие пчелы могут откладывать гаплоидные яйца, дающие самцов. Самцы разделяют меньше генов как со своими близнецами, так и с потомками и никогда не трудятся на благо колонии.

Термиты (отряд Isoptera) также живут сложно организованными колониями, в которых помимо «царицы» и «царя» есть рабочие особи обоих полов, образующие несколько каст. Но, поскольку оба пола у термитов имеют нормальный диплоидный набор хромосом, доводы отбора родичей в данном случае недостаточны для того, чтобы объяснить ими возникновение в эволюции общественного образа жизни. До настоящего момента наилучшее «объяснение» этой эволюционной загадки включает необходимость тесной зависимости термитов друг от друга для постоянного обновления популяций простейших, обитающих в их кишечнике. Эти эндосимбиотические простейшие, образующие целлюлазу и позволяющие термитам переваривать древесину, утрачиваются при каждой линьке и в течение жизни каждой особи должны многократно заноситься в ее кишечник. По-видимому, пара термитов, (царь и царица) максимизируют успех своего размножения, продуцируя большое число неразмножающихся потомков (рабочих), которые в свою очередь позволяют дать успешно размножающееся потомство (новых цариц и царей). Среди рабочих особей должен, однако, происходить отбор, задача которого — освободиться от подобного родительского «контроля». Несомненно, что термиты поль-

зуются также и другими выгодами, даваемыми подобной кооперацией (например, в защите от хищников и стихийных природных явлений).

Другая форма псевдоальтруизма, называемая «реципрокным альтруизмом» (Trivers, 1971), не требует проявления генетической близости или отбора родичей. При реципрокном альтруизме некоторый поведенческий акт связан со сравнительно небольшими потерями для донора, но дает большую выгоду реципиенту. Таким образом, два совершенно неродственных друг другу животных могут извлекать пользу из взаимопомощи. Возможно, что примером реципрокного альтруизма может быть постановка часовых у птиц. Ворона, исполняющая функцию часового, проводит немного времени, сидя на дереве и высматривая хищников, тогда как остальная часть стаи кормится. В свою очередь она находится под непрерывной охраной других часовых из той же стаи в течение гораздо более долгого времени, когда кормится сама. Такие вороны могут быть вовсе и не специальными часовыми, а просто насытившимися особями; их пронзительный крик служит сигналом, информирующим хищника, что его приближение обнаружено (см. также с. 241—242). Взаимность, конечно, абсолютно необходима для эволюции и поддержания подобного альтруистического поведения, если только ей не способствует также отбор родичей.

Концепции отбора родичей и реципрокного альтруизма привлекательны тем, что облегчают объяснение эволюции общественного поведения при помощи естественного отбора, происходящего на уровне особей. Однако ни один из этих механизмов не подтвержден наблюдениями. Будущие эмпирические исследования в данных областях, хотя и трудны, могут представлять значительный интерес.

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

### *Введение*

Cole, 1954b; 1958; Gadgil, Bossert, 1970; Harper, 1967; MacArthur, Connell, 1966; Mettler, Gregg, 1969; Slobodkin, 1962; Wilson, Bossert, 1971.

### *Таблицы выживания и таблицы размножения*

Bogue, 1969; Botkin, Miller, 1974; Caughley, 1966; Cole, 1965; Deevey 1947; Fisher 1930; Harper, White, 1974; Lotka, 1925, 1956; Mertz, 1970; Pearl, 1928; Slobodkin, 1962; Spinage, 1972; Zweifel, Lowe, 1966.

### *Чистая скорость размножения и репродуктивная ценность*

Emlen, 1970; Fisher, 1930, 1958a; Hamilton, 1966; Mertz, 1970, 1971a, 1971b; Slobodkin, 1962; Turner et al, 1970; Vandermeer, 1968; Wilson, Bossert, 1971.

### *Стабильное возрастное распределение*

Emlen, 1973; Keyfitz, 1968; Krebs, 1972; Leslie, 1945, 1948; Lotka, 1922, 1925, 1956; Mertz, 1970; Vandermeer, 1968; Williamson, 1967; Wilson, Bossert, 1971.

### *Специфическая скорость естественного увеличения популяции*

Andrewartha, Birch, 1954; Birch, 1948, 1953; Cole, 1954b, 1958; Evans, Smith, 1952; Fenchel, 1974; Fisher, 1930; Gill, 1972; Goodman, 1971; Leslie, Park, 1949; May, 1976b; Mertz, 1970; Smith F. E., 1954, 1963a.

### *Рост и регуляция численности популяции*

Allee et al, 1949; Andrewartha, Birch, 1954; Ayala, 1968; Bartlett, 1960; Beverton, Holt, 1957; Chitty, 1960, 1967a, 1967b; Christian, Davis, 1964; Clark et al., 1967; Cole, 1965; Ehrlich, Birch, 1967; Errington, 1946, 1956; Fretwell, 1972; Gadgil, Bossert, 1970; Gibb, 1960; Green, 1969; Grice, Hart, 1962; Hairston, Smith, Slobodkin, 1960; Horn, 1968a; Krebs, 1972; Lack, 1954, 1966; McLaren, 1971; Murdoch, 1966a, 1966b, 1970; Nicholson, 1933, 1954, 1957; Pearl, 1927, 1930; Pimentel, 1968; Slobodkin, 1962; Smith F. E., 1952, 1954, 1963a; Solomon, 1949, 1972; Southwood, 1966; Williamson, 1971.

### *Факторы, зависящие и не зависящие от плотности*

Andrewartha, 1961, 1963; Andrewartha, Birch, 1954; Brockelman, Fagen, 1972; Davidson, Andrewartha, 1948; Ehrlich et al., 1972; Gunter, 1941; Horn, 1968a; Lack, 1954, 1966; McLaren, 1971; Nicholson, 1957; Orians, 1962; Pianka, 1972; Smith F. E., 1961, 1963b; Solomon, 1972; St. Amant, 1970.

### *Оппортунистические и равновесные виды*

Anderson, 1971; Charlesworth, 1971; Clarke, 1972; Dobzhansky, 1950; Force, 1972; Gadgil, Bossert, 1970; Gadgil, Solbrig, 1972; Grassle, Grassle, 1974; King, Anderson, 1971; Lewontin, 1965; MacArthur, Wilson, 1967; Menge, 1974; Pianka, 1970, 1972; Roughgarden, 1971; Wilson, Bossert, 1971.

### *Популяционные «циклы»: причины и следствия*

Chitty, 1960, 1967a; Christian, Davis, 1964; Cole, 1951, 1954a; Elton, 1942; Freeland, 1974; Gilpin, 1973; Keith, 1963, 1974; Krebs, 1964, 1966, 1970; Krebs, DeLong, 1965; Krebs, Keller, Myers, 1971; Krebs, Keller, Tamarin, 1969; Pitelka, 1964; Plait, 1964; Schaeffer, Tamarin, 1973; Schultz, 1964, 1969; Tamarin, Krebs, 1969; Wellington, 1960.

### *Эволюция тактики размножения*

Ashmole, 1963; Baker, 1938; Brockelman, 1975; Charnov, Krebs, 1973; Chitty, 1967b; Cody, 1966 1971; Cole, 1954b; Gadgil, Bossert, 1970; Goodman, 1974; Harper, Oden, 1970; Hirshfield, Tinkle, 1975; Istock, 1967; Johnson, Cook, 1968; Johnston, 1954; Klomp, 1970; Lack, 1954, 1966, 1968, 1971; Mertz, 1970, 1971a; Millar, 1973; Murphy, 1968; Perrins, 1964, 1965; Pianka, 1976b; Pianka, Parker, 1975a; Royama, 1969; Salisbury, 1942; Schaffer, 1974; Skutch, 1949, 1967; Snell, Burch, 1975; Snell, King, 1977; Stearns, 1976; Taylor et al., 1974; Tinkle, 1969; Tinkle, Wilbur, Tilley, 1970; Wilbur, 1977; Wilbur, Tinkle, Collins, 1974; Williams, 1966a, 1966b; Willson, 1972b, 1973; Wynne-Edwards, 1955, 1962.

### *Эволюция смертности и старения*

Emlen, 1970; Fisher, 1930; Haldane, 1941; Hamilton, 1966; Medawar, 1957; Mertz, 1975; Pearl, 1922, 1928; Snell, King, 1977; Sokal, 1970; Williams, 1957; Willson, 1971.

### *Сопряженная эволюция рождаемости и смертности*

Bonner, 1965; Cole, 1954b; Frank, 1968; Gadgil, Bossert, 1970; Lack, 1954, 1966; Newell, 1949; Smith F. E., 1954; Tinkle, 1969; Williams, 1966a, 1966b.

### *Использование пространства: индивидуальные участки и территориальность*

Ardrey, 1966; Brown, 1964, 1969; Brown, Orians, 1970; Carpenter, 1958; Falls, 1969; Howard, 1920; Hutchinson, 1953; Kohn, 1968; McNab, 1963; Menge, 1972; Morse,

1971; Orians, Horn, 1969; Orians, Willson, 1964; Pielou, 1969; Smith C. C., 1968; Tinbergen, 1957; Weedon, Falls, 1959.

*Стратегии добывания пищи*

Charnov, 1976a, 1976b; Charnov et al., 1976; Emlen, 1966, 1968a; MacArthur, 1959, 1972; MacArthur, Pianka, 1966; Rapport, 1971; Royama, 1970; Schoener, 1969a, 1969b, 1971; Werner, Hall, 1974.

*Пол, соотношение полов, половой отбор и типы брачных отношений*

Crook, 1962, 1963, 1964, 1965, 1972; Darwin, 1871; Dawkins, Carlisle, 1976; Downhower, Armitage, 1971; Emlen, 1968b; Fisher, 1930, 1958a; Haartman, 1969; Hamilton, 1961; Hensley, Cope, 1951; Holm, 1973; Howard, 1974; Kolman, 1960; Lack, 1968; Maynard Smith, 1956, 1958, 1971; Orians, 1969b, 1972; Schoener, 1967, 1968a; Selander, 1965, 1966, 1972; Smouse, 1971; Stewart, Aldrich, 1951; Trivers, 1972; Trivers, Willard, 1973; Verner, 1964, 1965; Verner, Engelsen, 1970; Verner, Willson, 1966; Wiley, 1974; Williams, 1971, 1975; Willson, Pianka, 1963; Wittenberger, 1976.

*Приспособленность и положение особи в популяции*

Errington, 1946, 1956, 1963; Fretwell, 1972; Smith C. C., 1968; Verner, 1964, 1965; Verner, Engelsen, 1970; Wellington, 1957, 1960.

*Поддержание разнообразия*

Ehrlich, Raven, 1969; Fisher, 1958b; Mettler, Gregg, 1969; Selander, Johnson, 1972; Somero, 1969; Soule, 1971; Soule, Stewart, 1970; Van Valen, 1965; Wilson, Bossert, 1971.

*Общественное поведение и отбор родичей*

Alexander, 1974; Brown, 1966, 1975; Crook, 1965; Dawkins, 1976; Eberhard, 1975; Fisher, 1930, 1958a; Hamilton, 1964; 1967, 1970, 1971, 1972; Horn, 1968b; Maynard Smith, 1964; Price, Maynard Smith, 1973; Smith N., 1968; Trivers, 1971, 1974; Wallace, 1973; Wiens, 1966; Wilson E. O., 1971, 1975; Wynne-Edwards, 1962.