

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И ПРОГРЕССИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

А.С. Северцов

Кафедра биологической эволюции биологического факультета МГУ, Москва

Естественный отбор в популяциях позвоночных животных происходит главным образом по физиологическим и этологическим признакам. Эти признаки обладают широкой нормой реакции и низкой наследуемостью. Основные причины элиминации: хищники, паразиты и инфекции, повреждающие абиотические факторы, действуют на фоне ограниченности тех или иных ресурсов. Конкуренция, ухудшая физиологическое состояние животных, экспонирует их действию элиминирующих факторов. Совокупность всех воздействий компонентов экологической ниши приводит к вымиранию большей части популяции. Ее эффективная численность во много раз меньше общей численности. Естественный отбор очень интенсивен. Однако он малоэффективен, потому что многочисленные разнонаправленные векторы отбора противодействуют друг другу. Их совокупность образует контрбаланс селективных сил, препятствующий прогрессивной эволюции. Низкая наследуемость отбираемых признаков также препятствует прогрессивной эволюции. Ускорение эволюции происходит во время экологических кризисов. Вымирание высвобождает ресурсы, разрушается контрбаланс векторов отбора и возникают новые несбалансированные его направления. Напротив, в сложившихся коадаптированных экосистемах эволюция идет очень медленно по пути дальнейшего взаимного приспособления видов. Любое малое преимущество какого-либо вида стимулирует адаптацию всех других видов, взаимодействующих с ним. Однако уже существующая коадаптация сдерживает дальнейшие адаптивные изменения. Колебания внешних условий приводят к временному дисбалансу того или иного вектора отбора и повышению приспособленности к абиотическим и(или) биотическим компонентам ниши. Это ведет к избыточности приспособленности в нормальных условиях существования, но защищает в экстремальных условиях. Одним из аспектов повышения устойчивости является увеличение эврибионтности: возможность использовать более широкий спектр кормов, обитать в большем разнообразии биотопов и т. п. Увеличение эврибионтности означает ослабление связей с компонентами экологической ниши. В этих условиях возрастает селективное значение внутривидовых отношений. Внутривидовые взаимодействия у птиц и млекопитающих основаны на поведении. Усиление их роли означает усложнение и совершенствование передачи информации между конспецификами. Поведение определяет и участие или неучастие в размножении и дифференциальный репродуктивный успех размножающихся. Чем совершеннее поведенческие отношения, тем большее значение они имеют и в экологии, и в эволюции видов. Возникает положительная обратная связь между достигнутым уровнем коммуникации и дальнейшей ее эволюцией. По-видимому, этот механизм имел существенное значение в антропогенезе.

Ключевые слова: *естественный отбор, норма реакции, конкуренция, численность популяции, эволюционный стазис*

Введение

14 ноября 1859 г. вышла в свет главная книга Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых разновидностей в борьбе за жизнь». Четвертая глава этой книги целиком посвящена естественному отбору. Однако в ней нет ни одного наблюдения этого явления, только косвенные обо-

снования его существования и значения, как основной движущей силы эволюции. Первое наблюдение действия естественного отбора появилось только в 1898 г. Уэлдон описал дифференциальную выживаемость крабов *Carcinus menas* в гавани Плимута в зависимости от ширины их панциря, точнее от засорения жабр известковой взвесью, приносимой впадающей в гавань речкой. До сих пор прямые наблюдения естественного отбо-

ра, такие как промышленный меланизм у бабочки березовой пяденицы (*Biston betularia*) в Британии или сезонная динамика полиморфизма у сухопутных улиток *Cerpea nemoralis* единичны. Это не случайно. Естественный отбор не поддается непосредственному наблюдению. «Переживание наиболее приспособленных» – это ситуация, при которой с организмом ничего не происходит. Он родился, вырос, никто его не съел, ничем он не болел, получал достаточно пищи и других ресурсов, а его репродуктивный успех был не ниже среднего для популяции.

Существуют только косвенные методы изучения естественного отбора: моделирование в эксперименте или в компьютере; сравнительный анализ приспособлений в разных популяциях одного вида, или у близких видов; изучение факторов смертности и на этом основании реконструкция отбора. Последний подход наиболее близок к непосредственному наблюдению. В большинстве эволюционных исследований, особенно в макроэволюционных, естественный отбор только подразумевается. Регистрируются адаптивные и коррелятивные изменения организации.

Исторически сложились два основных подхода к изучению микроэволюции: генетический, получивший в отечественной литературе название «Синтетическая теория эволюции» и эпигенетический, восходящий к работам Шмальгаузена и Уоддингтона. Подход, свойственный синтетической теории, основан на допущении, согласно которому гены однозначно определяют признаки фенотипа, а признаки фенотипа однозначно определяют относительную приспособленность организмов. При таком подходе можно не рассматривать онтогенез, а микроэволюцию трактовать, как изменения частот аллелей в генофондах популяций под действием отбора, направленной миграции, изоляции и других факторов [см., напр.: Майр, 1968, 1974; Тимофеев-Ресовский и др. 1977; Левонтин, 1978; Dobzhansky, 1970]. Это допущение хорошо оправдывается в ряде лабораторных экспериментов на дрозофиле, которой как и другим насекомым, свойственен жестко детерминированный механизм морфогенеза. Оно же дало возможность разработать развитый математический аппарат популяционной генетики. При изучении процессов эволюции в природе этот подход практически неприменим потому, что даже у насекомых большинство признаков, имеющих адаптивное значение, полигенны. Поэтому в монографиях и статьях Майра, Добжанского, Гулда рассуждения о микроэволюции исключительно вербальные. Сказанное не отрицает значения ге-

нетической изменчивости как материала эволюции. Отбор работает только с генетической изменчивостью. Однако подход с точки зрения синтетической теории упрощает представления о механизме эволюции вплоть до искажения. К позвоночным животным с их регуляторным типом онтогенеза подход с позиций синтетической теории неприменим. Генетическую изменчивость фенотипов затушевывает паратипическая изменчивость – пластичность фенотипических реакций на внешние воздействия в пределах генетически обусловленной нормы реакции. Каков вклад генетических особенностей организмов, и каков вклад паратипической изменчивости в их индивидуальные особенности, можно выяснить в эксперименте, но не в природе.

Шмальгаузен [Шмальгаузен, 1946] первым сформулировал представление о роли пластичности фенотипа (нормы реакции) в микроэволюции. На изменения условий существования организмы реагируют в пределах своей нормы реакции. Если среда меняется постепенно, в череде поколений происходит смещение нормы реакции через элиминацию особей, неспособных адаптироваться к происходящим изменениям, и естественного отбора тех, чья норма реакции позволяет адаптироваться к происходящим изменениям. При движущем отборе накапливается генетическая изменчивость, допускающая дальнейшее смещение нормы реакции и утрату ее проявлений, адаптивных в прежних условиях существования. При стабилизирующем отборе фиксируется часть нормы реакции, адаптивная в данных условиях. В обоих случаях фенотипические изменения предшествуют генетическим. Шмальгаузен основывался на сравнительных данных. В одной части ареала вида изменчивость признака смещена относительно другой части ареала, либо диапазон ее уменьшается и фиксировано определенное выражение признака. Уоддингтон [Waddington, 1957] экспериментально доказал этот механизм эволюции. Тепловым шоком на куколках дрозофилы он вызывал прерывание поперечной жилки крыла имаго, и вел отбор мух с этим нарушением. В результате была получена линия, у которой жилка отсутствовала и без применения теплового шока. Данные молекулярной генетики еще не позволяют расшифровать механизм генотипирования адаптивных реакций фенотипа. На уровне классической генетики и эволюции онтогенеза подход эпигенетической теории подробно изложен Шишкиным [Шишкин, 1984 а, б; 1988].

Обзор фактов и точек зрения

Теория эпигенетической эволюции полностью подтверждается данными популяционной экологии млекопитающих и птиц. Экологическая ниша вида многомерна. На любую популяцию каждого вида действует множество факторов окружающей среды. Изучить действие каждого из них невозможно. В популяционной экологии обычно исследуют те из них, которые представляются наиболее существенными: влияние абиотических факторов, хищников, паразитов, межвидовой и внутривидовой конкуренции.

Катастрофические воздействия абиотических факторов, такие как извержения вулканов, селевые потоки, сильная гололедица и т.п., приводят к неизбирательной элиминации и не имеют селективного значения. Более слабые воздействия вызывают гибель менее приспособленных и, тем самым, естественный отбор. Например, зимняя гибель кабанят в черноземной зоне центральной России часто вызывается их обморожениями [Царев, 2000]. В колониях малых белых гусей (*Anser cerulescens*) на о. Врангеля распределение гнезд зависит от условий весеннего таяния снега. Чем меньше площадь обтаявшей и обсохшей территории, тем меньше гусей могут на ней загнеститься и тем плотнее гнездование. Однако чем плотнее гнездование, тем лучше гнезда защищены от нападений песцов, уничтожающих яйца гусей [Сыроечковский и др., 1996]. Грозовой дождь или град вызывают гибель сеголеток бурых лягушек. Тяжелые капли дождя травмируют мелких, длиной 8–10 мм, лягушат [Северцов 2008].

Хищники наносят постоянный ущерб популяциям своих жертв. Успешность их охоты зависит от индивидуальных особенностей и самих хищников, и их потенциальных жертв. Зимним троплением по следам показано, что только 20% нападений амурских тигров на кабанов оканчиваются убийством жертвы. Нападения на изюбрей успешны на 30–38% [Амурский тигр...1998]. В африканской саванне было отслежено 905 атак гиеновых собак (*Liacon pictus*) на различных антилоп и зебр, успешными были 404 нападения [Creel, Creel, 1995]. На о. Врангеля песцы весной добывают сибирских (*Lemmus sibiricus*) и копытных (*Dicrostonyx torquatus*) леммингов из-под не успевших растаять сугробов. Успешными оказались 46% покопок песцов [Чернявский, Ткачев, 1982]. Потенциальные жертвы защищаются не столько морфологическими, сколько поведенческими адаптациями в пределах своей нормы реакции. Кролики (*Lepus americanus*) во время пастбы не

отходят от своей норы дальше 10 м [Longland, 1991]. Зебры в африканской саванне стараются не приближаться к зарослям высокой травы, где могут прятаться охотящиеся львицы [Fischhoff et al., 2007]. Обычно одиночные морские свинки [Cassini, 1991] и серые кенгуру [Banks, 2001] объединяются в группы, что защищает их от нападений – «эффект множества глаз» и сигнализация об опасности. Показано, что тревожное поведение, как способ защиты от хищников, сокращает время на пастбу и ухудшает физиологическое состояние травоядных [Nodges, Sinclair, 2003; Sundell et al., 2004; Creel et al., 2005 и др.].

Коадаптация хищников и их жертв несовершенна и не может быть совершенной. В противном случае перестали бы существовать цепи питания. В Африке из-под пресса хищников вышли только слоны. Молодь всех других травоядных, включая буйволов, доступна тем или иным видам хищников. В России и в Канаде волки и медведи уничтожают преимущественно лосят, оленят и старых лосей и оленей [Филонов, 1989; Messier, 1994; Singer et al., 1997 и др.]. Избирательность охоты хищников в дикой природе подтверждается только косвенными, подчас ненадежными данными. Трупы жертв утилизируют не только сами хищники, но и многочисленные падальщики, что не позволяет определить причины, по которым данное животное стало жертвой. Одним из косвенных методов выяснения причин гибели копытных от хищников служит определение процента жира в костном мозге трубчатых костей. Чем меньше жира, тем сильнее было истощено животное, а бедренные и плечевые кости чаще и дольше сохраняются. Этим методом показано, что волки в США чаще уничтожают истощенных оленей (*Cervus elafus* и *Odocoileus hemionus*) [Husseman, 2003]. Гну (*Connochaetus taurinus*), убитые хищниками, были истощены, но слабее, чем погибшие от голода [Sinclair, Arcese, 1995]. Зайцы, отстрелянные охотниками, были в среднем более упитанными, чем ставшие жертвами хищников [Husseman, 2003]. По-видимому, наиболее точные данные об избирательности хищничества были получены в результате экспериментальной охоты с борзыми на сайгаков (*Sajga tatarica*) [Соколов и др., 1990]. Борзые – единственные охотничьи собаки, берущие добычу своими зубами, без помощи человека. В данном случае охота упрощенно имитировала охоту волков. Работа проводилась в Калмыкии на пике численности местной популяции сайгаков. Параллельно органы охотинспекции проводили отстрел с целью регуляции численности и изъятия больных животных. Борзыми было добыто 38 антилоп, отстреляно – 40. Все

они были подвергнуты полному ветеринарному вскрытию. Выяснилось, что все 38 (100%) сайгаков, взятых борзыми, были больными. От патологий сердца, печени, легких до старых мышечных травм. Среди отстрелянных нездоровых было 33%.

Паразиты и болезни, от вирусных инфекций до гельминтозов – обычные компоненты экологических ниш птиц и млекопитающих. Лучше других изучены природно-очаговые болезни мелких млекопитающих, такие как туляремия, чума, пастереллез, клещевой энцефалит и др. В горных очагах зараженность чумой сурков тарбаганов (*Marmota sibirica*) варьирует от 0.4 до 7.8%, гибель этих животных во время эпизоотий невысокая. Смертность сусликов (*Spermophilus dauricus*), напротив, может сократить численность колонии в 4–5 раз. Зараженность варьирует в зависимости от пола и возраста животных. Например, в локальном очаге туляремии в предгорьях Алтая у водяных полевков (*Arvicola terrestris*) больше всего были заражены взрослые размножающиеся самки, меньше взрослые самцы и еще меньше молодые полевки [Кучерук, 2006]. Смертность зависит не только от тяжести заболевания, но и от того, что больные животные более доступны хищникам и более уязвимы по отношению к другим повреждающим факторам. В природном очаге губчатой энцефалопатии (коровьего бешенства) в Колорадо (США) этой болезнью страдают три вида оленей – *Cervus elapus*, *Odocoileus hemionus*, и *O. virginianus*. Больные олени чаще становятся жертвами охотников и столкновений с автомобилями. Под колесами чаще гибнут животные на поздних стадиях болезни [Krumm et al., 2005]. В восточной Монголии во время эпизоотии пастереллеза у полевки Брандта (*Microtus brandti*) средняя зараженность составляла около 10% численности популяции. В биотопах с высокой плотностью населения зараженность достигала 60%. На дневной поверхности всех больных зверьков уничтожали пернатые и четвероногие хищники [Кучерук, 2006]. Зараженность граусов (*Lagopus lagopus scoticus*) нематодой *Trichostrongilus tenius* облегчает добычу этих куропаток хищниками. Жертвами становятся ослабленные птицы, но не максимально инвазированные [Hudson et al., 1992].

Межвидовую конкуренцию обычно подразделяют на интерференцию – агонистические отношения особей разных видов, и эксплуатационную конкуренцию за те или иные ограниченные ресурсы. Оба эти типа конкуренции не учитывают пассивной конкуренции [Шмальгаузен, 1968] за избежание опасности со стороны хищников, разной устойчивости к абиотическим факторам или к па-

разитам. Пассивная конкуренция составляет существенную долю и межвидовых, и внутривидовых конкурентных отношений.

Примерами интерференции могут служить отношения амурского тигра и волков. С занимаемой тигром территории он изгоняет волков, а может быть и уничтожает их [Амурский тигр..., 1998]. Когда выводки лебедей сходят на воду, взрослые лебеди не терпят на своей территории никаких других водоплавающих птиц. Описаны попытки убийства лебедями гусей [Гуртовая, 2000]. Интерференция и эксплуатационная конкуренция подчас трудно различимы. На севере Скандинавии на фоне потепления климата, сократилась численность песцов (*Alopex lagopus*) и увеличилась численность лисиц (*Vulpes vulpes*). Однако искусственное сокращение численности лисиц привело к увеличению численности песцов [Tunnerfeldt et al., 2002]. В Африке индивидуальные участки гепардов ассоциированы друг с другом, но не с участками львов или гиен. Выяснилось, что территориальное разобщение вызвано не интерференцией, а клептопаразитизмом. И львы, и гиены отнимают добычу у более слабых гепардов [Durant, 1998].

Межвидовая конкуренция ярко выражена при интродукции или спонтанных инвазиях чужеродных видов в сложившиеся экосистемы. Вселенцы либо теснят аборигенов, либо более конкурентоспособные аборигены не допускают инвазии. Так, в 50–70 гг. прошлого века до осолонения Аральского моря производились неоднократные попытки обогащения его фауны с целью увеличения промысла рыбы. Были интродуцированы 23 вида рыб и 16 видов беспозвоночных для обеспечения их кормовой базы. Натурализовалось 11–12 видов рыб и 8 видов беспозвоночных. Сократилась численность аборигенных видов рыб [Андреев, 1999]. Однако во многих случаях в сформировавшихся коадаптированных сообществах не удается обнаружить ни эксплуатационную конкуренцию, ни интерференцию [Ивантер, Макаров, 2001; Najafzade, Neuman, 2008 и др.]. Противоречивость фактических данных привела к противоречиям в обобщениях. С одной стороны, существуют объяснения отсутствия межвидовой конкуренции, либо тем, что близкие виды изначально, в силу различий путей их формирования занимают разные экологические ниши [Lack, 1971], либо тем, что межвидовая конкуренция прекратилась потому, что в прошлом она привела к дивергенции и расхождению видов в разные ниши [Connell, 1980]. С другой стороны, считается, что именно межвидовая конкуренция ограничивает реализованную экологию.

гическую нишу вида по сравнению с фундаментальной [см., напр.: Бигон и др., 1989].

В макроэволюционных исследованиях межвидовой конкуренции традиционно придается очень большое значение. Дарвин сформулировал представление, согласно которому вымирание является следствием победы в конкуренции более приспособленных потомков над их менее приспособленными предками. Этот подход был развит В.О. Ковалевским в концепции инадаптивной эволюции. Например, более прогрессивные *Carnivora* вытеснили *Creodontia*, зубная система которых функционировала хуже, чем у современных хищных млекопитающих. Аналогично, биологический регресс лошадей и прогресс жвачных парнокопытных объясняется тем, что последние приобрели сложный желудок, давший им преимущество по питанию и затратам времени на пастьбу [Северцов, 1951]. Судя по филогенетическим публикациям [Татаринов, 1976; Воробьева, 1992; Курочкин, 2006 и др.] частные адаптивные изменения, повышающие конкурентоспособность, постепенно накапливаются по мере филогенеза. Их совокупность и приводит к вытеснению более примитивных форм более прогрессивными. Вероятно, этот механизм действовал и в антропогенезе.

Согласно Дарвину «внутривидовая конкуренция наиболее остра и упорна». Это суждение основано на логическом построении: чем больше сходство между организмами, тем больше параметров среды, за которые они конкурируют. Однако по мере развития экологии и этологии были выявлены разнообразные механизмы, смягчающие внутривидовую конкуренцию. Таковы иерархические отношения особей, ритуализованная агрессия, груминг, сигнализация об опасности и т.п. Для объяснения эволюционного механизма формирования такого альтруистического поведения были предложены модель отбора сородичей и модель реципрокного альтруизма. Обе они предполагают существование «генов альтруизма». Этот термин скорее метафора, хотя альтруистическое, как и агрессивное поведение в своей основе – врожденное. Модель отбора сородичей предполагает, что особь, заметившая хищника и подавшая сигнал тревоги, тем самым демонстрирует себя хищнику и становится его добычей. Она жертвует собой ради спасения соплеменников. Однако ее сородичи: братья, сестры, племянники и т.п. выживают, т.е. проходят естественный отбор и передают гены альтруизма следующим поколениям. Эта модель хорошо работает на базе соответствующей компьютерной программы, но она очень далека от реальности. Во-первых, особь, подавшая сигнал опасности, первой же и

прячется в нору, убегает, улетает или принимает участие в обороне. Объем журнальной статьи не позволяет даже перечислить многообразие реакций на опасность и многообразие сигналов опасности. Во-вторых, эта модель не объясняет происхождения сигнализации об опасности. Она может претендовать только на механизм поддержания уже развитой сигнализации. Модель реципрокного альтруизма призвана объяснить существование ритуализованной агрессии, такой как позы подчинения у хищников или турнирные бои за самку у копытных. Модель подразумевает отсроченное вознаграждение за альтруистическое поведение: «я тебя не загрызу (или не забодаю) пока ты мал и слаб, а ты меня не загрызешь (или не забодаешь), когда я буду стар и слаб». В природе все происходит иначе. Смена доминантов у животных, ведущих групповой образ жизни в группах, устроенных по иерархическому принципу, основана на соотношении физиологического состояния доминирующей особи и претендентов на доминирование в группе. Обычно смена происходит в результате старения доминанта. Его принудительно, но не убивая, а изгоняя, сменяет либо субдоминант, либо наиболее сильный претендент из числа холостяков, образующих группы, независимые от групп, в которых идет размножение. Обе модели не объясняют ни существования поведенческой иерархии, ни территориальности, ни груминга.

Альтруистическое поведение меняет последствия внутривидовой конкуренции. Конкуренция за обладание индивидуальным участком у территориальных видов, за положение в иерархии у видов, ведущих групповой образ жизни, за участие в размножении и т.д. редко, как исключение, ведет к гибели конкурентов. Обычные ее следствия: устранение от размножения или/и уменьшение репродуктивного успеха. Обычно проигрыш во внутривидовой конкуренции обусловлен возрастными изменениями в сочетании со стресс-реакцией на напряженность и продолжительность конфликтов. Примером крайнего выражения такой напряженности может служить смертность молодых крапчатых сусликов (*Spermophilus suslikus*) во время весеннего размножения. Брачный сезон у этого вида начинается сразу после пробуждения от зимней спячки. Суслики после нее истощены. Молодые зверьки еще сильнее истощаются в попытках принять участие в размножении, забиваются обратно в норы, там засыпают и многие из них умирают во сне [Лобков, 1991]. Проигрыш в репродуктивном успехе наглядно показан на рыжих полевках на Урале [Мамина, Жигальский, 2006]. На пике численности популяции

у 50% самцов обнаружено аномальное строение сперматозоидов. Во время депрессии численности таких самцов всего 10%.

Эволюционный механизм понижения напряженности внутривидовой конкуренции был вскрыт С.А. Северцовым [Северцов, 1951]. Высокая смертность от совокупности элиминирующих факторов: абиотических, хищников, паразитов и др., понижает численность и плотность населения, ослабляя внутривидовую конкуренцию. На подъеме и пике численности конкуренция обостряется, что ухудшает физиологическое состояние организмов и экспонирует их действию элиминирующих биогеоэкологических факторов. В этой ситуации естественный отбор благоприятствует любым признакам, смягчающим напряженность внутривидовых отношений. С.А. Северцов назвал подобные адаптации конгруэнциями – межорганизменными корреляциями. Примерами конгруэнций могут служить забота о потомстве, турнирные бои в период размножения у оленей и антилоп, калкан у кабанов, защищающий самцов от клыков соперников, и т.п. Затем Шилов [Шилов, 1997 и др.] расширил представления С.А. Северцова, сформулировав концепцию популяционного гомеостаза. В эту концепцию он включил все проявления альтруистического поведения птиц и млекопитающих, поддерживающие устойчивость популяций в окружающей среде.

Из приведенного краткого обзора факторов, влияющих на численность и состав популяций позвоночных животных, видно, что все они действуют совместно и одновременно. Меняется только интенсивность действия того или иного фактора в зависимости от состояния экосистемы и фазы динамики численности популяции. Естественный отбор, осуществляемый всей совокупностью средовых и внутривидовых воздействий на каждый организм, очень интенсивен. Численность выживших, т.е. прошедших отбор организмов, составляющих размножающуюся – эффективную часть популяции, во много раз меньше ее общей численности, включающей неполовозрелых и неразмножающихся животных. Достаточно напомнить расчет, сделанный Дарвином: если бы потомство пары слонов не гибло, то за 740–750 лет оно составило бы 19 млн.

Высокая интенсивность отбора не означает его высокой эффективности. Эволюция видов диких животных происходит несравнимо медленнее, чем эволюция в экспериментах или при производственной селекции. Существуют две основные причины низкой эффективности естественного отбора: низкая наследуемость большинства признаков, определяющих приспособленность, и

противодействие друг другу многочисленных разнонаправленных векторов отбора. Физиологические и поведенческие признаки, обуславливающие как гибель или устранение от размножения, так и выживание, и участие в размножении – это признаки с широкой нормой реакции и, соответственно, с низкой наследуемостью. Мне не удалось найти данных о наследуемости таких признаков у диких млекопитающих. Наследуемость хозяйственно важных признаков у домашнего скота $h^2=0.3-0.4$ [Мациевский, Земба, 1988]. 30–40 и даже 45% вероятность воспроизведения у потомков тех или иных признаков их родителей обеспечивает эффективный искусственный отбор при контролируемых скрещиваниях по отбираемому признаку. В природе приспособленность оценивается не по одному признаку, а по всей их совокупности в течение всего онтогенеза. Вклад в нее каждого признака не велик и, главное, ситуационен. Он меняется по ходу онтогенеза, в зависимости от фазы динамики численности и состояния окружающей среды.

Разнонаправленные векторы движущего естественного отбора, каждый из которых по отдельности мог бы привести к изменению признаков организма, противодействуют друг другу. Усиление отбора в том или ином направлении приводит к усилению отбора в противоположном направлении. В результате в популяциях поддерживается контрбаланс векторов движущего отбора, препятствующий прогрессивной эволюции и создающий основу для стабилизирующего отбора [Северцов, 2008]. Продолжительность эволюционного стазиса, т.е. существования вида в фенотипически неизменном состоянии, у третичных млекопитающих 0.3–0.7 млн. лет [Gingerich, 1976]. Таким образом, в условиях, в которых популяции и виды не подвергаются воздействиям, выходящим за пределы их экологического пессимума, естественный отбор постоянно интенсивен, но как фактор прогрессивной эволюции очень мало эффективен.

Эволюционный стазис сменяется прогрессивной эволюцией во время экологических кризисов, как глобальных, так и локальных. Когда вымирание видов происходит быстрее, чем видообразование, разрушаются экосистемы, сформировавшиеся в результате предшествовавшей эволюции. Освобождаются ресурсы, которые раньше использовались вымершими таксонами, возникают новые экологические ниши. Отечественные палеонтологи [Жерихин, 2003; Расницын, 1987; Красилов, 1977 и др.] реконструировали процессы смены биоты, происходившие во время глобального экологического кризиса второй половины мелового перио-

да. Кризис был вызван вытеснением мезозойской флоры голосеменных флорой покрытосеменных растений. В результате за вторую половину мела вымерло около половины семейств насекомых, существовавших в юре и начале мела. Постепенно их сменили антофильные таксоны, биоразнообразие которых достигло докризисного уровня только в палеогене. С прогрессом насекомых, по-видимому, связан биологический прогресс птиц, особенно воробьинообразных, и бесхвостых амфибий, в основном насекомоядных животных.

Аналогичная картина почти полного вымирания всей аборигенной и интродуцированной биоты Аральского моря была вызвана его засолением в результате прекращения стока Амударьи и почти полного прекращения стока Сырдарьи. По мере усыхания Арала его соленость увеличилась с 10.2‰ до 28.7‰ в малом море, подпитываемом Сырдарьей и до 36.5‰ в большом море, не имеющем притока пресной воды. На фоне массового вымирания произошла очень быстрая эволюция двустворчатых моллюсков сем. *Cardiidae*. Один аборигенный вид *Cerastoderma istmicum* дал восемь новых форм или видов, из которых один выжил и распространился по акватории. Другой, ранее интродуцированный вид, *Sindosmia segmentum* дал три новых вида (или формы). Споры относительно таксономического статуса этих форм обусловлены, главным образом, очень быстрыми темпами их эволюции, всего около 20 лет [Андреева, 2000]. Ускорение эволюции в условиях экологических кризисов обусловлено разрушением системы контрбаланса селективных процессов и возникновением новых векторов отбора.

Прогрессивная эволюция происходит и в сложившихся экосистемах, но очень медленно. Малые адаптивные изменения, вызванные колебаниями состояния окружающей среды, накапливаются по ходу филогенеза. Такая когерентная эволюция [Красилов, 1977] происходит в цепи видообразований, а адаптивные изменения обеспечивают коадаптацию видов – компонентов экосистем. В более или менее стабильных условиях любое минимальное селективное преимущество дает выигрыш в конкуренции с таксонами того же трофического уровня биогеоценоза и заставляет их тоже повышать свою конкурентоспособность. Аналогично происходит коадаптация в цепях питания (волк не может догнать здорового оленя), и между паразитами и их хозяевами. Когерентная эволюция, в отличие от некогерентной, свойственной экологическим кризисам, длится десятки миллионов лет. Землеройки (*Soricidae*) возникли в раннем эоцене [Лопатин, 2006]. Высшие жвачные парнокопытные (*Pecora*) – в олигоцене [Вислобо-

кова, 2006]. Эволюция хоботных (*Proboscidoidea*) началась в палеоцене. Только на формирование хобота ушло около 1 млн. лет [Агаджанян, 2004]. Количество подобных примеров можно существенно увеличить.

Еще одним аспектом когерентной эволюции является адаптация к колебаниям условий существования, внешних по отношению к популяции. При частных и обратимых нарушениях контрбаланса векторов отбора, временное усиление того или иного вектора формирует более совершенные адаптации к повреждающему воздействию. По отношению к абиотическим факторам увеличивается либо резистентность, либо толерантность. В частности, формируется скрытый резерв адаптивного реагирования: онтогенетические и физиологические реакции, проявляющиеся в экстремальных условиях и позволяющие выжить в таких условиях [Северцов, 2008]. По отношению к биотическим факторам – это расширение реализованной экологической ниши: увеличение полифагии, освоение большего разнообразия биотопов и т.п. В целом, обратимый дисбаланс векторов отбора или смещение всей системы контрбаланса в новую точку равновесия создает избыточность приспособленности относительно нормальных условий существования видов.

Увеличение эврибионтности означает ослабление зависимости от абиотических и биотических компонентов экологической ниши и, тем самым, усиление экологического и эволюционного значения внутривидовых отношений особей. Усложнение внутривидовых связей ярко выражено у птиц и млекопитающих по сравнению с рептилиями [см., напр.: Панов, 2001]. В ряде таксонов усиление роли внутривидовой коммуникации привело к прогрессивному развитию рассудочной деятельности. Крушинский [Крушинский, 1986] назвал рассудочной деятельностью способность животных прогнозировать дальнейшее развитие событий и строить свое поведение в соответствии с прогнозируемой ситуацией. Среди птиц разумностью поведения выделяются врановые и попугаи. Среди млекопитающих – ряд семейств хищных, например медведи и псовые. *Pongidae* – вершина рассудочной деятельности и сложности коммуникации среди млекопитающих.

Поскольку внутривидовая конкуренция ведет к дифференциальному размножению и к дифференциальному репродуктивному успеху, усложнение внутривидовых поведенческих взаимодействий становится важной, а в ряде случаев – важнейшей причиной естественного отбора и, тем самым, прогрессивной эволюции. Дарвин заложил основы этого подхода теорией полового отбора

по вторичным половым признакам. Однако успех размножения обеспечивает не только выраженность этих признаков. Дифференциальный выбор брачного партнера существует и у видов с невыраженным или слабо выраженным половым диморфизмом. Примерами могут служить кошачьи и псовые среди млекопитающих, чайки и врановые среди птиц. Количество видов с невыраженными различиями по вторичным половым признакам очень велико. Кроме того, выраженный половой диморфизм, такой как у львов или у горилл, служит не только для привлечения брачного партнера, но и как демонстрация доминирования в поведенческой иерархии и для защиты своей группы и ее территории от посягательств не членов группы. Другими словами, селективное преимущество имеют организмы, всесторонне приспособленные и к отношениям внутри популяции, и к действию компонентов экологической ниши. Возникает положительная обратная связь между сложностью и многогранностью внутривидовых информационных связей организмов и дальнейшей прогрессивной эволюцией этих связей. Вероятно, этот процесс имел место и в антропогенезе.

Заключение

Естественный отбор в популяциях диких видов птиц и млекопитающих идет в основном по физиологическим и поведенческим признакам. Эти признаки, как правило, полигенны, обладают широкой нормой реакции и низкой наследуемостью, что снижает эффективность естественного отбора. Многомерность экологической ниши обуславливает то, что на каждую популяцию любого вида действует множество повреждающих факторов и вызванных этими факторами разнонаправленных векторов движущего естественного отбора. Противодействуя друг другу, эти векторы образуют контрбаланс, препятствующий прогрессивной эволюции. В результате популяции и виды в течение сотен тысяч лет остаются в фенотипически неизменном состоянии – в состоянии эволюционного стазиса. Совокупное действие всех повреждающих факторов устраняет из популяции львиную долю численности каждого поколения. Естественный отбор очень интенсивен, но мало эффективен.

Быстрая прогрессивная эволюция происходит при разрушении исторически сложившихся экосистем во время экологических кризисов, как гло-

бальных, так и локальных. Вымирание высвобождает ресурсы, а изменение условий существования разрушает контрбаланс векторов отбора, стимулируя прогрессивную эволюцию. В сложившихся, устойчивых экосистемах прогрессивная эволюция происходит очень медленно. Формирование морфофизиологического облика таксонов в ранге семейств и отрядов занимает десятки миллионов лет. Такая когерентная эволюция обусловлена в основном коадаптацией видов – компонентов экосистем. В сложившихся экосистемах виды уже коадаптированы. Поэтому любое малое преимущество одного из них стимулирует все взаимодействующие с ним виды к повышению собственной приспособленности. Коадаптированность видов, составляющих экосистему, препятствует быстрой эволюции потому, что приспособленность – результат противоречивых влияний всех компонентов экологической ниши вида.

Колебания абиотических и биотических факторов приводят к обратимым нарушениям контрбаланса векторов отбора, То один, то другой из них оказывается временно несбалансированным, что приводит к повышению приспособленности к соответствующему повреждающему воздействию. Разнообразие колебаний абиотических и биотических условий существования ведет к увеличению устойчивости, избыточности адаптивных возможностей относительно нормальных условий существования. Эта избыточность защищает при экстремальных ухудшениях условий существования. Одним из аспектов повышения устойчивости является увеличение эврибионтности. Оно означает ослабление зависимости от компонентов экологической ниши. Использование викарирующих кормов страхует от голода, Смена биотопов ослабляет эпизоотию и уменьшает вероятность столкновения с хищником и т.д. Ослабление зависимости от компонентов ниши автоматически усиливает значение внутривидовых взаимодействий, как фактора, влияющего не приспособленность организмов. У птиц и млекопитающих внутривидовые взаимодействия основаны, главным образом, на поведении. Усиление их роли означает усложнение и совершенствование информационных связей организмов, определяющих избирательность участия в размножении и репродуктивного успеха участников взаимодействий. Чем совершеннее эти взаимодействия, тем большее значение они имеют и в экологии, и в эволюции. Информационные взаимодействия особей в популяциях, развивавшиеся по принципу положительной обратной связи, по-видимому, играли важную роль в антропогенезе.

Библиография

- Агаджанян А.К. Отряд Proboscidea: страницы истории // Экологические перестройки в эволюции биосферы. М.: Палеонтологический институт РАН, 2004. № 6. С. 97–109. Амурский тигр в России. Библиографический справочник 1925–1997. Сост. Матюшкин Е.Н. М., 1998.
- Андреев Н.И. Гидрофауна Аральского моря в условиях экологического кризиса. Омск: Изд-во Омского пед. университета, 1999.
- Андреева С.И. Современные Cerastoderma (Bivalvia, Cardiidae) Аральского моря. Омск: Изд-во Омского пед. университета, 2000.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1–2.
- Воробьева Э.И. Проблема происхождения наземных позвоночных. М.: Наука, 1992.
- Вислобокова И.А. Историческое развитие парнокопытных (Artiodactyla) северной Евразии и этапы эволюции их сообществ в Кайнозое // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 416–438.
- Гуртовая Е.Н. Об агрессивных взаимодействиях малых лебедей и других видов водоплавающих птиц в период размножения // Казарка. 2000. № 6. С. 171–175.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. Полн. собр. соч. Т. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1951.
- Жерихин В.В. Избранные труды по палеонтологии и филогении. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2003.
- Ивантер Э.В., Макаров А.М. Территориальная экология землероек бурозубок (Insectivora, Sorex). Петрозаводск, 2001.
- Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977.
- Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд-во МГУ, 1986.
- Курочкин Е.Н. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 3. С. 283–297.
- Кучерук В.В. Избранные труды по природной очаговости болезней. М.: Русаки, 2006.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978.
- Лобков В.А. Изменения численности и половой структуры крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) в весенний период // Зоол. журн. 1991. Т. 70. № 10. С. 114–122.
- Лопатин А.В. Происхождение семейства землероек (Soricidae, Mammalia): палеонтологические данные // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 233–245.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974.
- Мацевский Я., Земба Ю. Генетика и методы разведения животных. М.: Высшая школа, 1988.
- Панов Е.Н. Бегство от одиночества. М.: Лазурь, 2001.
- Расницын А.П. Темпы эволюции и эволюционная теория. Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 46–76.
- Северцов С.А. Проблемы экологии животных. М.: Изд-во АН СССР, 1951.
- Северцов А.С. Эволюционный стазис и микроэволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК-Авт. Акад., 2008.
- Северцов А.С., Креславский А.Г., Черданцев В.Г. Три механизма эволюции // Современные проблемы теории эволюции. М.: Наука, 1993. С. 47–71.
- Сметана Н.М. Экология врановых птиц в Наурзумском заповеднике. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Кисинев, 1979.
- Сыроечковский Е.В., Баранюк В.В., Литвин К.Е. Показатели успеха размножения белых гусей (*Anser serulescens*) острова Врангеля // Зоол. журн. 1996. Т. 75. № 10. С. 1541–1550.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969.
- Филонов К.П. Копытные животные и крупные хищники на заповедных территориях. М. Наука, 1989.
- Царев С.А. Кабан, социальное и территориальное поведение // Охотничьи животные России. М., 2000. Вып. 3.
- Чернавский Ф.Б., Ткачев А.В. Популяционные циклы леммингов в Арктике: экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука, 1982.
- Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 1997.
- Шишкин М.А. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 76–124.
- Шишкин М.А. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 142–169.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора) // М.: Изд. АН СССР, 1946.
- Banks P.B. Predation-sensitive grouping and habitat use by eastern grey kangaroos: field experiment // Anim. Behav. 2001. Vol. 61. N 5. P. 1013–1021.
- Cassini M.N. Foraging under predation risk in the wild guinea pig *Cavia*. 1991.
- Connel J. H. Diversity and coevolution of competitors or the ghost of competition past // Oikos. 1980. Vol. 35. P. 131–138.
- Creel S., Creel N.H. Communal hunting and pack size in African wild dogs *Liacon pictus* // Anim. Behav. 1995. Vol. 50. N 5. P. 1325–1339.
- Creel S., Winnie J., Maxwell b., Hamlin K., Creel M. Elk alter habitat selection as an antipredation response to wolves // Ecology. 2005. Vol. 96. N 12. P. 3387–3397.
- Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. Colum. Univ. Press. N. J. 1970.
- Durant S.M. Competition refuges and coexistence: an example from Serengeti carnivores // J. Animal. Ecol. 1998. Vol. 67. N 3. P. 370–396.
- Fishhoff I.R., Sunderesan S.R., Cordingley J., Rubinstein D.I. Habitat use and moments of plain zebra (*Equus burchelli*) in response to predation in danger from lions // Behav. Ecol. 2007. Vol. 18. N 4. P. 725–729.
- Hadson P.J., Dobson A.P., Newborn D. Do parasites make prey vulnerable to predation – red grouse and parasites // J. Anim. Ecol. 1992. Vol. 61. N 3. P. 681–692.
- Hodges K.E., Sinclair A.R. Does predation risk cause snowshoe hares to modify their diets? // Canad. J. Zool. 2003. Vol. 81. N 12. P. 1973–1985.
- Krumm C.E., Conner M.M., Miller M.W. Relative vulnerability of chronic wasting disease infected deer vehicle collisions // J. wild. diseases. 2005. Vol. 41. N 3. P. 503–511.
- Lack A. Ecological isolation in birds. Oxford. Blackwel. Sci. Publ. 1971.

- Longland W.S. Risk of predation and food consumption by black tailed jackrabbits // J. range. 1991. Vol. 44. N 5. P. 447–450.
- Messier F. Ungulate population models with predation – a case study with North American moose // Ecology. 1994. Vol. 75. N 2. P. 478–488.
- Nadjafsaide M.N., Heyman E.N. Pray foraging of red titi monkeys, *Callicebus cupreus* in comparison to sympatric tamarins, *Sanguinus mystax* and *Sanguinus fuscicollis* // Amer J. Phys. Antrop. 2008. Vol. 135. N 1. P. 56–63.
- Sand H., Wikeros C., Wabakken P., Liberg O. Effects of hunting group size, snow depth and age on the success of wolves hunting moose // Anim. Behav. 2006. Vol. 72. N 4. P. 781–789.
- Scott J.P., Fuller J.L. Genetics and the social behavior of the dogs. N.J., Lond. Chicago Univ. Press. 1966.
- Singer F.S., Harting A., Symonds K.K., Cougheron M.B. Density dependence, compensation and environmental effects on elk calf mortality in Yellowstone National Park // J. wild life Manag. 1997. Vol. 61. N 1. P. 12–25.
- Sunders G., Berghout M., Key B., Triggs B., Wan de Ven R., Winsanley R. The diet of foxes (*Vulpes vulpes*) in south-eastern Australia and the potential effects of rabbit haemorrhagic disease // Wild Life Rec. 2004. Vol. 31. N 1. P. 13–18.
- Tunnerfeldt M., Elmhagen B., Anderbiorn A. Exclusion by interference competition? The relationship between red and arctic foxes // Oecologia. 2002. Vol. 132. P. 213–220.
- Waddington C.H. The strategy of the genes: A discussion of some aspects of theoretical biology. London: Allen and Unwin. 1957.

Контактная информация:

Северцов А.С. 119992, Москва, ГСП-2, Ленинские горы, МГУ, д. 1, к. 12. Тел.: 8 (495)939-42-47. E-mail: asevertsov@yandex.ru.

POPULATION ECOLOGY AND PROGRESSIVE EVOLUTION

A.S. Severtsov

Department of Biological Evolution, Biological Faculty, MSU, Moscow

In vertebrate populations, physiological and ethological traits are the main subjects to natural selection. In general, these traits possess wide norm of reaction and low heritability. The main causes of elimination in vertebrate population are: predators, parasites, infections and an influence of harsh abiotic factors joined with the deficiency of environmental resources. Competition severely affects physiological state of animals and, in that way, places them under an exposure to eliminating factors. Population undergoes an additive influence of the combination of environmental factors, which compose the ecological niche of a species. As a result of this influence, most part of the individuals dies. In general, population number is much higher than the number of its breeding part. The strength of natural selection is usually very high. However, selection has no evolutionary effect because of its multiple oppositely directed vectors, which constrain each other. The combination of these vectors constitutes the balance of selection forces impeding the evolution of phenotypic traits. Low level of heritability of phenotypic trait is an additional cause of the slowness of the trait evolution. The rate of evolution increases during the ecological crises: extinction of populations leads to release of environmental resources, breaking the balance of selection forces and appearance of new directions of natural selection. On the contrary, in the stable ecosystems evolution proceeds at a very low rate and leads to increase in the level of interspecies co-adaptation. Any advantages in fitness acquiring by one of the species stimulate evolutionary changes in all co-adapted species. However, high level of co-adaptation impedes subsequent adaptive changes. Shifts of environmental conditions cause the transient misbalance of selective forces and selection for the adaptation to oscillating factors. This level of adaptation seems to be redundant in normal conditions, but provides survival of population in extreme ones. The increase in the level of eurybiotic capacity (possibility to utilize wide range of forage resources or inhabit many different biotopes etc.) is one of the most effective ways to increase species stability. High level of eurybiotic capacity implies low dependence on the ecological niche. In this case, intraspecific relationships become the main subject of natural selection. In birds and mammals, they are based on the behavior. Reproductive success in these animals in many respects depends on their behavioral adaptations. Selection leads to appearance of more complex behavioral traits and improves the communication within species. The positive feedback loop between the state-of-the-art level of intraspecific communication and its further evolution is formed. It seems that this feedback played a vital part in anthropogenesis.

Key words: *Natural selection, norm of reaction, competition, population number, evolutionary stasis*