

УДК 574.3

СТАНОВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПОДХОДА КАК ОБЪЯСНИТЕЛЬНОГО НАЧАЛА В ЭКОЛОГИИ

© 2003 г. А. М. Гиляров

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра общей экологии,
Москва 119992

e-mail: alexei@ghilarov.bio.msu.su

Поступила в редакцию 14.06.2002 г.

Хотя связь экологии с эволюционной идеей и конкретно – с дарвинизмом провозглашалась с первых шагов этой науки, ее теоретической базой на самом деле чаще оказывались идущие еще от Г. Спенсера представления о подвижном природном равновесии. Только с 1920–1930-х годов элементы дарвиновского подхода стали проявляться в работах тех немногих исследователей, которые, изучая распределение и динамику организмов разных видов, старались понять общие механизмы, обеспечивающие длительное существование популяций. Позднее, в середине 1950-х годов, были предприняты первые попытки рассмотреть жизненный цикл популяций (прежде всего повозрастное распределение вероятности гибели и размножения особей) как результат естественного отбора, направленного на поддержание необходимого уровня приспособленности. Неотъемлемой частью этих исследований, получивших особое развитие уже в 1980–1990-х годах, стал поиск всевозможных компромиссов (трейдоффов) между теми или иными показателями жизненного цикла (например, выживаемостью молоди и плодовитостью взрослых), а также “инвариант” – более или менее устойчивых величин, представляющих собой отношение отдельных параметров. Проблема оптимизации жизненного цикла популяций стала центральной для целого направления исследований, за которым закрепилось название “эволюционная экология”. Хотя традиционно направление это связывают с классическим дарвинизмом, оно скорее исходит из представлений Спенсера о подвижном равновесии и имеет дело со статикой, а не динамикой. Значительно меньше внимания уделялось эволюции сообществ и экосистем, поскольку эти образования трудно было трактовать как единицы дарвиновского отбора. Более того, экологи, рассматривающие биосферу как единую биогеохимическую систему, стали говорить о “недарвиновском” характере ее эволюции. По мнению автора, для этого на самом деле нет оснований. Представления Дарвина о свойственном любой популяции экспоненциальном росте, неизбежно возникающем отсюда дефиците ресурсов, а следовательно – дифференцированном выражении и размножении особей остаются актуальными при изучении как эволюции самих организмов (филогенетики), так и процессов развития биосферы как глобальной экосистемы.

На первый взгляд может показаться, что экология всегда была и остается наукой, теснейшим образом связанной с эволюционной теорией. Хорошо известно, что сам термин “экология” был предложен Эрнстом Геккелем в то время, когда он находился под впечатлением от прочтения незадолго до этого вышедшего главного труда Чарлза Дарвина “Происхождение видов” (Darwin, 1859). Более того, подзаголовок книги “Всеобщая морфология”, где впервые упоминается слово “экология”, гласит: “Общие основы науки об органических формах, механически основанной¹ на теории эволюции, реформированной Чарлзом Дарвином”

(Haeckel, 1866). А несколько позже Геккель специально пояснил, что экология исследует “... все те запутанные взаимоотношения, которые Дарвин условно обозначил как борьбу за существование” (Haeckel, 1870. S. 365 – цит. по: Новиков, 1980). О своей приверженности дарвиновским идеям заявляли многие исследования, начавшие на рубеже XIX и XX столетий использовать слово “экология”, а формальных ссылок на Дарвина было более чем достаточно и в 20–40-е годы XX века, в период активного формирования экологии как самостоятельной научной дисциплины.

Однако обратившись к реальному содержанию экологических работ первой половины XX века, мы увидим, что ни в общем методологическом, ни в сугубо практическом плане оно не определялось дарвинизмом, а ссылки на Дарвина и на эволюционный подход вообще если и были, то носили чисто декларативный характер. Как это ни парадоксально, идея эволюции обосновывалась в эколо-

¹ Выражение “механически основанной” не должно смущать современного читателя. В научном языке того времени оно означало просто “имеющей естественную причину” и использовалось прежде всего, чтобы дистанцироваться от креационистских воззрений (которые, заметим, в Германии были гораздо более крепкими, чем в Англии и во Франции – странах, уже переживших тогда секуляризацию).

гии с трудом и медленно. Заметным ее влияние стало только с конца 70-х годов XX в., когда в экологии окрепло объяснительное начало, а в качестве объясняющей теории, как выяснилось, вполне удобно использовать классические представления дарвинизма о механизме происхождения видов. Важнейшим при этом было признание следующих двух положений: 1) все организмы способны к экспоненциальному увеличению численности, и поэтому конкуренция за ресурсы неизбежна; 2) в природе существуют только те виды, которые достаточно приспособлены к окружающей среде, и поэтому вопрос о степени приспособления тех или иных видов заменяется вопросом о способах достижения этой приспособленности.

Длительное игнорирование экологами эволюционного подхода было связано вовсе не с “нежеланием” их опереться на дарвинизм, а с тем, что они имели дело почти исключительно с настоящим, но не с прошлым. Другие воззрения, в первую очередь идущие от очень старой (и поэтому, может быть, воспринимаемой как нечто само собой разумеющееся) идеи *природного равновесия*, казались вполне достаточными для построения некоторого теоретического базиса новой науки. Не следует упускать из виду и то, что сама эволюционная теория за минувшее столетие претерпела существенные метаморфозы: ее содержание в 80–90-е годы XX в. заметно отличалось от того, что было в 20–30-е годы. Несколько упрощая реальное положение вещей, можно сказать, что эволюционная теория первой трети XX в. была еще недостаточно операциональной, чтобы практически использоваться в экологии.

Сейчас же ситуация в значительной мере изменилась. Как в эволюционной теории, так и в экологии достигнут заметный прогресс. И эволюционисты, и экологи научились ставить перед собой задачи, которые, будучи реально решаемы, в то же время имеют общее значение. Не менее важно и то, что и те, и другие научились отказываться от постановки слишком общих вопросов, которые все равно бы оставались без ответов и потому не способствовали бы развитию науки (Гиляров, 1998а, б; Ghilarov, 2001). И в эволюционной биологии, и в экологии постепенно были выработаны алгоритмы, позволяющие распутывать порой весьма сложные цепочки причинно-следственных связей. Цель данной статьи – в самых общих чертах рассмотреть, каким образом в экологии формировался эволюционный подход и как на его базе укреплялось в этой науке объяснительное начало.

“ПРИРОДНОЕ РАВНОВЕСИЕ”, ДАРВИН И СПЕНСЕР

Идея природного равновесия, сбалансированности процессов поступления и убыли, продукции и деструкции, рождаемости и смертности – одна из

самых древних, восходящая как к европейской, так и восточной мифологии, а оттуда перекочевавшая в естествознание (Egerton, 1973; Wu, Loucks, 1995). Важная роль понятию равновесия уделялась в классической естественной истории, в частности в развиваемых Линнеем и его учениками представлениях об “экономии природы” (Linné, 1972). Идеи эти отвечали традиционным для того времени креационистским воззрениям. Так, существование разных функциональных групп организмов (растений, травоядных животных, хищников, потребителей разлагающихся остатков и т.п.) трактовалось как проявление некоего плана Творца, специально “предназначившего” эти существа для исполнения разных “ролей” в экономии природы. Общей целью всех организмов было поддержание природного равновесия (Limoges, 1972), которое также задавалось “сверху”. Картина была статическая и строго детерминистская. Удивительно, но в популярной (а нередко, к сожалению, и в учебной) литературе по экологии и по сей день сохраняется образ природного равновесия как некоей цели, на достижение которой должна быть направлена жизнедеятельность всех организмов (см., например, Горшков и др., 1999), а соответственно и их эволюция. Стойкость этих представлений скорее всего объясняется тем, что они очень “удобны” для наших умозрительных построений, особенно при математическом моделировании. К тому же они имеют чрезвычайно давнюю историю, восходящую к периоду безраздельного господства мифологического мировоззрения (Гиляров, 1992). Сменив свое научное мировоззрение вовсе не было “естественным”, а попытки в его рамках как-то стабилизировать образ окружающей природы невольно вступали в противоречие с элементами мифологического мышления, продолжающими существовать в сознании, не говоря уж о подсознании большинства людей (Ghilarov, 1992).

С начала XIX в. на смену естественной истории пришла новая наука – биология. Задачи классификации, названия и внешнего описания множества организмов (классическое “classer, nommer, décrire”) стали представляться уже недостаточными. Все больше внимания исследователи уделяли внутренним механизмам, определяющим жизнедеятельность организмов, а также их индивидуальному развитию. Эти работы, как уже отмечалось (см., например, Arthur, 2002), видимо, не оказывали особого влияния на эволюционные взгляды самого Дарвина, но они были важны для формирования общих представлений биологии. Образ же организма стал своего рода моделью любой целостной саморегулирующейся системы. Не удивительно поэтому, что в 20–30-х годах XX в. именно эта модель стала использоваться экологами, разрабатывающими холистический подход к сообществам, а позднее и к экосистемам.

Дарвиновская теория происхождения видов возникла как принципиально новая парадигма, противостоящая, с одной стороны, классической естественной истории с ее детерминистским подходом к природе, которую надо только описывать, но не объяснять (достаточным объяснением служила ссылка на замысел Творца), с другой – типологическому (платоновскому) подходу, более умозрительному и придающему немалое значение наведению порядка в собственном мышлении².

Отказавшись от типологической концепции вида, ставившей во главу угла представление о некоем идеализированном, “типичном” образе организма данной категории (вида), Дарвин предложил принципиально новый популяционный подход, рассматривающий индивидуальную изменчивость организмов как важнейшую реальность, которую надо изучать, а не отбрасывать как некий “шум”, только мешающий выделению чистых “типов”. Фактически это стало для биологии новым и несколько неожиданным вариантом редукционизма – выведением свойств объекта одного уровня (популяции) из разнообразия объектов нижележащего уровня (особей).

Популяционный подход Дарвина, в значительной мере основанный на стохастизме, не был изолированным явлением в науке середины XIX в. Историки науки подтверждают (Галл, 1993), например, что Дарвин был хорошо знаком с работами Кетле – основоположника статистического подхода к изучению природы и общества. Очень важным (и явно недооцененным современниками) шагом Дарвина стало и использование им фундаментального положения о присущей всем организмам способности к экспоненциальному (в геометрической прогрессии) росту их численности. Хотя в принципе явление это было известно и раньше, его трактовали просто как способ быстрого восстановления существующей численности, если она по каким-то причинам вдруг снизилась. Дарвин же, находясь под живым впечатлением от трудов Мальтуса, стал рассматривать экспоненциальный рост как источник напряженности во внутривидовой конкуренции, как важнейший “мотор” естественного отбора, а следовательно, и всей эволюции. В высшей степени образно это отражено во фрагменте текста, который, к сожалению, не был включен Дарвином в “Происхождение видов”, а остался в составе рукописи большой неоконченной книги

² Кажется совсем не случайным и то, что такие выдающиеся российские ученые, как А.А. Любищев и С.В. Мейен, известные своими антидарвинистскими взглядами, были очень склонны к рефлексии, к анализу методологии и философии. Дарвин был исследователем совершенно другого типа, не философом, а натуралистом, ориентированным на детальное изучение окружающей природы во всем ее разнообразии. Остается только удивляться, как за этим разнообразием деталей он смог увидеть универсальный механизм.

о естественном отборе и был опубликован только в 1975 г.:

“Природу можно сравнить с поверхностью, уставленной десятками тысяч острых клиньев – многие клинья одинаковой формы, а многие – разной, соответствующей разным видам. Все эти клинья упакованы очень тесно и все они забиваются вглубь непрерывными ударами. Порой удары становятся особо сильными, и тогда клинья то одной, то другой формы ломаются, а иногда один клин, проникнув глубже, вышибает другой. Волны от ударов быстро распространяются по всем направлениям. Можно представить себе, что под поверхностью клиньев располагается твердый слой, уровень которого колеблется. Этот уровень соответствует минимальному количеству пищи, необходимому для поддержания существования каждого индивида. Пройти через него не может даже самый острый из клиньев...”

(Darwin, 1975, p. 175. Перевод мой. – А.Г.)

Хотя приведенный текст может показаться эзотеричным, он созвучен недавним представлениям об упаковке (“packing”) экологических ниш (MacArthur, 1972). Нам не известно, почему Дарвин не включил этот фрагмент в “Происхождение видов”. Быть может потому, что нарисованный образ не соответствовал представлениям, традиционным для того времени. Дарвин ведь был довольно осторожен, а порой и противоречив в своих суждениях (см. об этом, например: Тахтаджян, 1991). Историки науки (Галл, 1993) утверждают, например, что вплоть до середины 40-х годов XIX в. Дарвин рассматривал естественный отбор как механизм поддержания гармонии природы, как средство достижения каждым видом “совершенной адаптации” к строго определенному “месту в экономике природы” (экологической нише – сказали бы мы сейчас).

Первые экологические работы, появившиеся на рубеже XIX и XX веков, так же как многочисленные публикации 20–30-х годов XX в. (т.е. периода наиболее стремительного развития экологии), нередко содержали ссылки на Дарвина, но это была скорее дань недавно установившейся традиции или желание засвидетельствовать свою приверженность идее эволюции. Подчеркнем – именно *эволюции*, а не *дарвинизму как теории происхождения видов путем естественного отбора*. Собственно экологические концепции, осторожно выдвигавшиеся в то время, вовсе не опирались на дарвиновские идеи. В качестве отправных точек чаще использовались положения, взятые из физиологии (некоторые исследователи начала XX в. вообще рассматривали экологию как продолжение физиологии), биологии развития, а также теории подвижного равновесия, выдвинутой Гербертом Спенсером.

Об идеях Спенсера следует сказать особо, так как на рубеже XIX и XX столетий они были очень популярны и их влияние испытывали многие исследователи, непосредственно стоявшие у исто-

ков экологии. Среди них: Стефан Форбс – автор классической работы “Озеро как микрокосм” (Forbes, 1887), Чарлз Эдамс – автор первой небольшой сводки по экологии животных (Adams, 1913), Фредерик Клементс – четко сформулировавший идею сукцессии (Clements, 1916), и Альфред Лотка – заложивший основы системного подхода и математического моделирования в экологии (Lotka, 1925). Одной из своих задач Спенсер считал выявление общего принципа, регулирующего перераспределение вещества и энергии. При этом он выделял два противоположно направленных процесса, которые называл “эволюция” и “дезинтеграция” (dissolution). “Эволюция” определялась как “интеграция вещества, сопровождающаяся рассеиванием движения”. Из гомогенного состояния вещество должно было становиться гетерогенным. А.Л. Тахтаджян (1998) справедливо отмечает, что в этом принципе Спенсер фактически следовал Карлу фон Бэру, который уже раньше отстаивал тезис об обязательном возрастании гетерогенности в ходе индивидуального развития организма.

Некоторые идеи, развитые Спенсером в книге “Принципы биологии” (Spencer, 1867; Спенсер, 1870), неожиданно оказались созвучными представлениями современной эволюционной экологии. Таково, например, предположение об обратной взаимосвязи между поддержанием организмом собственного существования (“individuation”) и продолжением себя в потомках (“genesis”). Из этого, в частности, следовало, что чем выше смертность молоди, тем выше должна быть плодовитость. Более того, антагонизм между текущим поддержанием организма и размножением Спенсер рассматривал в терминах экономики – как соотношение затрат и получаемой выгоды. “Выживание наиболее приспособленных” (выражение, как известно, придуманное именно Спенсером) трактовалось им как выживание тех организмов, которые способны сохранять свой “экономический баланс”. При этом Спенсер поясняет, что если у крупных животных, например у слона, очень велики расходы на собственное поддержание, но крайне низка плодовитость, то у мелких животных часто наблюдается обратная ситуация. Таким образом, “... жизненный капитал, расходуемый по альтернативным вариантам, дает больший возврат, чем равномерный вклад во все сразу” (Spencer, 1867, p. 474).

Фактически Спенсер использует здесь ту самую логику рассуждений, на которую столетие спустя будут опираться экологи, изучающие эволюцию жизненных циклов организмов. Почти обязательным в этих исследованиях станет поиск “трейдоффов” – отрицательных корреляций между разными жизненными активностями (например, ростом и размножением), возникающих именно в силу альтернативных вариантов исполь-

зования ограниченного количества вещества и энергии.

Однако здесь мы забегаем вперед и говорим о том весьма продуктивном подходе, который возникнет только во второй половине XX в., без всяких ссылок на Спенсера и, видимо, действительно без прямого влияния его работ. Для тех же, кто стоял у истоков экологии в самом начале XX в., гораздо более важными были идеи этого исследователя о подвижном равновесии – т.е. таком состоянии системы, которое в определенных пределах может само себя поддерживать³. Подчеркнем, что “подвижное равновесие” Спенсера – это вовсе не “природное равновесие” Линнея и других классиков естественной истории. Оно не задано “сверху”, а является результатом взаимодействия отдельных элементов большой системы, причем элементы эти могут развиваться в силу своих собственных причин.

Так, Клементс (Clements, 1928) в своих представлениях о закономерностях развития растительных сообществ (в частности, их постепенной конвергенции к одному типу – климаксовой формации, отвечающей климату и почвам данной местности) фактически исходил из идеи природного равновесия, а в качестве объекта, в котором эта идея реализуется наиболее полно, он рассматривал организм. Сходство сообщества и организма виделось, например, в эквивиальности их развития, т.е. достижении одинакового конечного результата, несмотря на возможные отклонения на начальных стадиях. Конечно, будучи прекрасным натуралистом, Клементс понимал, что совершенной сбалансированности в природе не бывает и что даже климаксовое сообщество подвержено постоянным нарушениям. Более того, он приводил этому множеству свидетельств, однако принцип подвижного равновесия оставался незыблемым, поскольку такие ситуации им и охватывались. Показательно, что в обширнейшей библиографии, завершающей книгу Клементса “Сукцессия растительности и индикаторы” (Clements, 1928), не приводится ни одной работы Дарвина. Это не означает, что Клементс не разделял основных положений дарвинизма. Просто они были не нужны для развиваемого им подхода.

Другая важная для будущего развития экологии концепция была предложена Лоткой (Lotka, 1925). В центре ее – гораздо более общие представления о большой системе (фактически – биосфере), претерпевающей эволюцию, которая в свою очередь трактовалась исключительно в терминах термодинамики, как закономерно протекающий процесс перераспределения вещества и рассеивания энер-

³ Эти идеи Спенсера нашли свое отражение в принципе Ле Шателье – Брауна, в работах по тектологии А.А. Богданова, в построениях Альфреда Лотки и в общей теории систем Людвиг фон Бергаланфи.

гии. От дарвиновского происхождения видов все это было очень далеко. Развиваемый им комплекс идей Лотка называл “физической биологией” и рассматривал его как попытку организовать биологическое знание, опираясь на физический подход, аналогично тому, как ранее поступал в отношении химии Оствальд – один из основателей физической химии.

В экологию XX в. имя Лотки вошло прежде всего благодаря математическим моделям системы взаимодействующих популяций (конкурирующих или связанных по типу “хищник–жертва”). Но на самом деле эти модели, предложенные независимо в несколько другом варианте итальянским математиком Вольтеррой, были лишь небольшими деталями в концепции Лотки (Kingsland, 1985; Maurer, 1999). Что касается систем дифференциальных уравнений, описывающих конкуренцию и хищничество, то через несколько десятилетий, уже в 70-е годы XX в., они стали основой линейных моделей сообщества, но модели эти соответствовали детерминистскому, хорошо предсказуемому образу живой природы, который по сути близок к понятию природного равновесия, но практически не связан с дарвинизмом, да и с эволюционным подходом вообще.

ПОПЫТКИ ВНЕДРЕНИЯ ДАРВИНИЗМА

Заключительный раздел изданной в 1949 г. капитальной сводки “Принципы экологии животных” Олли и др. (Allee et al., 1949) озаглавлен “Экология и эволюция”. В нем добросовестно подытожено многое из того, что было тогда известно о связях (как правило, предполагаемых) эволюционного процесса и некоторых особенностей экологии отдельных видов и сообществ. Эволюционный поход, добавляя, по мнению авторов, “временное измерение” к изучению как динамики, так и распределения организмов, позволяет поинтерпретировать многие известные факты, хотя здесь существует опасность попасть в порочный круг объяснений, путая причину и следствие. В самом конце упомянутого раздела, ссылаясь на Лика (Leake, 1945), Олли и его соавторы высказывают мысль, которая, как они полагают, может быть подытоживающей для всей книги: “Вероятность выживания отдельных живых существ или популяций увеличивается настолько, насколько гармонично они приспособлены друг к другу и к окружающей их среде. Этот принцип, являясь основополагающим в концепции природного равновесия, упорядочивает материал экологии и эволюционной биологии...” (Allee et al., 1949, p. 729). Приведенная цитата очень хорошо отражает позицию многих экологов первой половины XX в. Подчеркивание гармоничного приспособления видов к своему окружению и прямая ссылка на концепцию природного равновесия по

сути соответствуют представлениям, господствовавшим еще в середине XIX в. Связь экологии и эволюционной теории провозглашается, но реального взаимопроникновения идей нет.

О неустребованности в экологии дарвинизма и даже о сознательном отстранении многих экологов от эволюционной теории еще в 30-е годы писал Элтон (Elton, 1930). Стремясь разобраться в причинах этого, он указал на то, что популярное тогда представление о природном равновесии требует, чтобы естественный отбор был направлен на достижение каждым видом наилучшей приспособленности к своему месту в сообществе, однако такое вряд ли возможно, поскольку флуктуации численности в той или иной мере свойственны практически всем видам, а никакого “... природного равновесия нет и скорее всего никогда не было” (Elton, 1930, p. 17). Тогда, продолжая Элтон, достоин удивления сам факт существования четко выраженных сообществ с почти постоянным видовым составом, а актуальным становится вопрос о том, могут ли путем естественного отбора возникнуть механизмы регуляции численности разных видов, входящих в сообщество.

Очевидно ведь, что при изменяющихся внешних условиях величина “оптимальной”, т.е. способствующей длительному существованию вида, плотности должна также меняться. Но тогда трудно представить, как эта плотность может формироваться естественным отбором. Возможность отбора на уровне сообществ Элтон решительно отвергает, но подчеркивает, что изменчивость, с которой имеет дело естественный отбор на уровне видов, проявляется не только как варибельность самих организмов, но и варибельность среды их обитания. При этом всегда предполагается определенная автономность видов, независимость их от остального сообщества⁴. Мысль эта особенно четко выражена в заключительном абзаце книги Элтона: “Изучение лимитирующих факторов в окружении животных позволяет нам установить сцену и сценарий пьесы. Что касается актеров, то они хоть и ограничены инструкциями и временем, все же в определенной мере ответственны за то, будет ли пьеса иметь успех или закончится провалом” (Elton, 1930, p. 91).

Позиция Элтона по сути близка к “индивидуалистической концепции” растительности, выдвинутой чуть раньше американским экологом растений Глисоном (Gleason, 1926). Отказавшись от популярной тогда аналогии сообщества с орга-

⁴ В отечественной литературе эта еретическая для своего времени идея была выдвинута В.С. Ивлевым (1955), который писал, что “... отбор компонентов биоценоза осуществляется не наличием каких-то гипотетических биоценологических связей, ибо эти связи, за исчезающе редкими исключениями, всегда отрицательны, но отсутствием этих связей или во всяком случае их максимально ослабленной формой” (С. 206. Цит. по изданию 1977 г.).

низмом и даже от попыток выделения четко очерченных ассоциаций, Глисон сделал основной упор на пространственном распределении отдельных видов растений, по-разному зависящих от тех или иных факторов. Очень похожие идеи, но совершенно независимо от Глисона и, пожалуй, более глубоко развивал в те же годы российский эколог Л.Г. Раменский (1924, с. 13), определявший растительный покров как "... многими факторами обусловленную текучую непрерывность, сложно отзывающуюся на смену условий в пространстве и во времени". В этой непрерывности каждый вид характеризуется своим распределением в пространстве-времени в зависимости от своей собственной "экологической индивидуальности". Поэтому нет "застывших группировок", все "течет, не считаясь ни с какими условными границами". Устойчивы, по мысли Раменского, не группировки, а только законы сочетаемости растений, которые и подлежат изучению.

Видимо, не случайно то, что позднее именно Л.Г. Раменский (1938) предложил оказавшуюся в высшей степени плодотворной идею о наличии у растений трех основных "ценотипов", или, пользуясь современной терминологией (Миркин, 1983; Романовский, 1989а, б) жизненных стратегий – "виолентов", "пациентов" и "эксплерентов". Сорок лет спустя независимо от Л.Г. Раменского те же самые типы опишет Грайм (Grime, 1974, 1977, 1979), но назовет их соответственно – "конкурентами" (Competitors), "стресс-толерантами" (Stress-tolerants) и "рудералами" (Ruderals). Очевидно, что стратегии эти являются крайними точками континуума⁵, т.е. между ними могут быть промежуточные варианты, но сочетание у одного вида ярко выраженных признаков хотя бы двух типов невозможно. За совершенствование одних показателей приходится расплачиваться другими. Иными словами, в скрытой форме здесь уже присутствует идея трейдоффа – одна из самых популярных организующих идей современной эволюционной экологии. Впрочем, такие понятия, как "стратегия" или "трейдофф", начали использоваться в экологии только с 1970–1980-х годов, т.е. тогда, когда эволюционная идея стала реально определять методологию исследований.

Прежде чем перейти к оценке той роли, которая принадлежит эволюционному подходу в экологии в настоящее время, нельзя не упомянуть одну работу, в течение нескольких десятилетий оказывавшую огромное влияние на развитие этой науки и уже в самом названии своем содержащую

⁵ Иногда этот континуум схематически изображают в виде треугольника, вершины которого обозначены латинскими буквами C, S и R (соответственно от: Competitors, Stress-tolerants, Ruderals). Отдельные виды – это точки на плоскости данного треугольника. Чем ближе такая точка располагается к какому-то из углов, тем ярче выражена у данного вида именно эта стратегия.

ссылку на Дарвина. Речь идет о книге Г.Ф. Гаузе "Борьба за существование" (Gause, 1934; Гаузе, 1999), в которой подытожены результаты экспериментального изучения механизмов процессов взаимодействия популяций разных видов – конкурирующих или связанных отношениями типа "хищник–жертва". Стремясь выявить универсальные принципы, лежащие в основе любых конкретных взаимодействий (для чего блестяще использовалось сочетание математических моделей и экспериментов), Гаузе оставался очень внимательным к деталям, к тому, как реально протекает тот или иной процесс. Фактически в работах Гаузе присутствовали все элементы того подхода, который станет популярным в экологии только полвека спустя (в 1980-х годах) и получит название "механического" или "механизменного" (англ. – mechanistic), поскольку в центре внимания будут именно механизмы взаимодействия организмов со средой (Schoener, 1986; Tilman, 1986).

Непосредственное же влияние книги Гаузе на экологов, работавших в 1940–1960-х годах, проявилось в развитии принципа конкурентного исключения и концепции экологической ниши. Основное внимание было приковано скорее к конечному результату процесса – вытеснению одного вида другим, или их сосуществованию, которое почти всегда объясняли расхождением экологических ниш. Но двух абсолютно одинаковых видов не бывает, а имеющиеся различия почти всегда можно трактовать как достаточные, чтобы виды занимали разные ниши. Поэтому, строго говоря, принцип конкурентного исключения ("правило Гаузе") в его традиционной трактовке (два вида не могут сосуществовать, если занимают одну экологическую нишу) не может быть подвергнут экспериментальной проверке. Он не "фальсифицируем", если пользоваться фразеологией Поппера, и по сути является тавтологией (Peters, 1976, 1991), которая хоть и может быть полезна для упорядочивания накапливаемых данных, все же не способна что-либо объяснить, а тем более предсказать.

На самом деле эту ограниченность правила Гаузе многие экологи давно понимали и пытались (не без успеха!) преодолеть. Так, Макартур (MacArthur, 1972) фактически переформулировал задачу, пытаясь теоретически оценить, сколь велики должны быть различия между сосуществующими видами, если они специализируются на разных участках некоторого градиента ресурса (например, разные хищники могут отдавать предпочтение жертвам разного размера). Дефиниция принципа конкурентного исключения также претерпела изменения. Уже к 1980-м годам экологи все чаще стали говорить о соответствии числа обитающих вместе видов не числу ниш, а числу лимитирующих ресурсов, или, точнее, зависящих от плотности факторов, которые ограничивают рост популяций и к которым могут относиться не

только ресурсы, но и хищники (Дегерменджи, 1981; Романовский, 1989а, б).

При этом стало очевидным, что разные виды способны сосуществовать (или противостоять конкурентному исключению) только в том случае, если обладают строго определенной, а отнюдь не случайной комбинацией параметров жизненного цикла. В теоретических моделях подбор этих переменных находится во власти исследователя (модельера), в природе же таким “модельером” оказывается естественный отбор. Вполне закономерно поэтому, что одной из центральных в эволюционной экологии становится проблема оптимального жизненного цикла.

ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА

Под жизненным циклом (или “историей жизни”, если перевести буквально с английского “life history”) обычно подразумевают совокупность взаимосвязанных признаков, количественно характеризующих выживаемость и размножение особей в популяции, например, таких, как плодовитость (число яиц в кладке или детенышей в выводке, а также число кладок или выводков, продуцируемых самкой в течение жизни), средний возраст достижения половозрелости, повозрастная смертность, масса тела взрослого организма и только что появившегося на свет и т.п. При этом важно подчеркнуть два момента.

Во-первых, все указанные характеристики относятся к популяции или какой-то ее части, способной долгое время воспроизводить себя из поколения в поколение. Даже те величины, которые можно оценить для отдельных организмов (например, возраст достижения половозрелости или относительную массу потомка), фактически всегда приводятся как средние для некоторой их совокупности.

Во-вторых, все указанные характеристики существенно постольку, поскольку они сказываются на величине интегрального и чрезвычайно важного для каждой популяции показателя – скорости ее роста. Эта скорость может быть рассчитана как r – удельный прирост численности за единицу времени (так называемый “мальтузианский параметр”) – или как R_0 – безразмерный коэффициент “чистой репродукции”, показывающий, во сколько раз возрастает численность популяции за одно поколение (или точнее – как среднее число дочерей, произведенных матерью за ее жизнь).

В-третьих, из соотношения признаков жизненного цикла часто вытекает возможность потенциального сосуществования конкурирующих видов или, наоборот, неизбежность вытеснения одного вида другим.

Признаки, обычно используемые для характеристики жизненного цикла, отражены в уравне-

нии Эйлера – Лотки, из которого, как это уже давно было показано Фишером (Fisher, 1958), можно рассчитать удельную скорость роста популяции r :

$$1 = \int_0^T l_x m_x e^{-rx} dx,$$

где l_x – специфическая для возраста x выживаемость, m_x – плодовитость (число дочерей, продуцируемых в среднем одной самкой в возрасте x), а T – максимальная продолжительность жизни.

Величине r всегда уделялось особое внимание в популяционной генетике, поскольку вслед за Фишером ее рассматривали обычно как меру приспособленности (fitness). Согласно приведенному уравнению, наибольшая приспособленность должна быть у некоего гипотетического вида, особи которого начинают размножаться сразу после рождения, производят огромное число потомков и живут вечно (Gadgil, Bossert, 1970; Sibly, Antonovics, 1992). Очевидно, что это невозможно в силу ряда ограничений, накладываемых как особенностями самих организмов, так и условиями внешней среды (например, практически всегда возникающей нехваткой ресурсов). Справедливо, однако, и то, что все ныне живущие виды, несмотря на громадные различия в потенциальной (или реализуемой за короткий промежуток времени) скорости роста популяций⁶, достаточно приспособлены к окружающей среде, поскольку они продолжают существовать, воспроизводя себя из поколения в поколение.

Формально это выражается в том, что за длительный промежуток времени среднее значение r не должно быть меньше нуля (для стационарной популяции $r = 0$), а если используется коэффициент чистой репродукции R_0 , то его значение не должно быть меньше 1 (для стационарной популяции $R_0 = 1$). Внимание исследователей, изучающих эволюцию жизненного цикла, чаще обращено не столько на результирующую скорость популяционного роста, сколько на то, каким образом эта скорость поддерживается. Например, одни организмы могут продуцировать много потомков, но мелких, а другие – мало, но крупных. Одни организмы способны расти и размножаться (хотя и медленно) при очень низкой концентрации лимитирующего ресурса, другие – только при высокой, но зато гораздо быстрее, чем первые. Более конкретная задача часто сводится к поиску вполне определенного и, как предполагается, оптимизируемого естественным отбором соотношения трат организма на рост, размножение и поддержание жизнедеятельности.

⁶ Масштаб различий можно пояснить следующим простым примером. За время жизни слона сменяются 10^5 поколений инфузорий. Такого числа поколений еще не прошло за время существования *Homo sapiens* как биологического вида.

Хотя исторически весь подход восходит к работам Фишера 1930-х годов, очень важную роль в его становлении сыграли две публикации, появившиеся в 1954 г.: книга Лэка “Численность животных и ее регуляция в природе” (Lack, 1954; Лэк, 1957) и обзорная статья Коула “Популяционные следствия явления жизненного цикла” (Cole, 1954). По сути начиная с этих работ, стало ясно, что достижение разными способами одного и того же конечного результата – существования популяции, длящегося из поколения в поколение, есть не просто тривиальное утверждение, а полезный эвристический принцип, руководствуясь которым можно упорядочить уже накопленные данные и сформулировать новые задачи.

Среди отечественных публикаций безусловно следует назвать появившуюся еще раньше книгу С.А. Северцова (1941) “Динамика населения и приспособительная эволюция животных”. В ней на большой выборке показана, в частности, четко выраженная отрицательная корреляция между продолжительностью жизни животных и их плодовитостью.

Конкретных работ по проблеме жизненного цикла поначалу было очень немного, и только к 1980-м годам они развернулись по-настоящему широким фронтом. Некоторые результаты их были подытожены в двух монографиях, написанных разными авторами, но опубликованных в один и тот же 1992 г. и абсолютно совпадающих по своему названию – “Эволюция жизненных циклов” (“The evolution of life histories”). Автор одной из них, вышедшей в Оксфорде, – Стернс (Stearns, 1992), другой, вышедшей в Нью-Йорке, – Рофф (Roff, 1992). Хотя как по содержанию, так и стилю изложения книги эти заметно различаются, исходные установки обоих авторов очень близки и фактически характеризуют все данное направление исследований. Кратко их, вслед за Роффом (Roff, 1992), можно сформулировать следующим образом: 1) существует некоторая мера приспособленности (fitness), на максимизацию которой направлен естественный отбор; 2) множество вариантов жизненного цикла возможно только в пределах, накладываемых внешними ограничениями и трейдоффами – отрицательными корреляциями между отдельными признаками; 3) имеющаяся генетическая варибельность позволяет достичь некоторого оптимального сочетания отдельных признаков, в совокупности своей определяющих жизненный цикл. Фактически исследователи стараются понять, какие комбинации признаков приближаются к оптимальным, а какие являются маловероятными и просто недопустимыми. В основном задача решается методами оптимизационного моделирования (Kozlowski, 1993; Kozlowski, Weiner, 1997; Терехин, Будилова, 2001; Романовский, 2001), а для проверки используют совокупность эмпирических оценок тех или иных параметров, которые для ря-

да видов известны. Различные характеристики, определяющие выживаемость и рождаемость, должны при этом максимизироваться (или минимизироваться) так, чтобы за длительный срок поддерживалось стационарное состояние, т.е. $r = 0$ или $R_0 = 1$.

Хотя отдельные показатели жизненного цикла (например, возраст достижения половозрелости, смертность молоди, смертность взрослых, плодовитость и др.) могут широко варьировать, величины их отношения (или произведения) нередко являются “инвариантами”, т.е. параметрами с очень ограниченной варибельностью. Чарнов (Charnov, 1993), посвятивший таким инвариантам специальную монографию, в частности, выделяет среди них: отношение смертности к константе роста (индивидуального) Берталанфи, произведение скорости отрождения потомства и времени достижения половозрелости, а также вызвавшее особый интерес у исследователей (Kozlowski, Weiner, 1997, Романовский, 1998) произведение смертности взрослых особей и возраста наступления половозрелости.

Используя в качестве осей координатного поля значения смертности молоди и смертности половозрелых особей, Ю.Э. Романовский (1998) построил изящную модель, связывающую такие показатели, как масса взрослого организма, относительная масса потокам при рождении, плодовитость и возраст достижения половозрелости. Оказалось, что при наличии ограничений, накладываемых продуктивностью среды, возможные варианты жизненных циклов укладываются в треугольное “поле стратегий”, причем вершины его соответствуют основным типам в системе Раменского – Грайма, т.е. виолентам, пациентам, эксплерентам, или иначе – С, S, R-видам. Исследование модели и введение в нее дополнительных ограничений, приближающих ее к реальности, позволило Ю.Э. Романовскому выявить два более узких поля стратегий. Одно отвечает пресмыкающимся (точнее – животным, не проявляющим заботы о потомстве), для которых характерны положительные корреляции между массой тела, возрастом достижения половозрелости, плодовитостью, продолжительностью жизни и максимальным числом потомков, произведенных за жизнь матери. Другое – птицам и млекопитающим, т.е. животным, у которых очень велики траты на выкармливание потомства: для них характерна отрицательная корреляция между массой тела и плодовитостью и отсутствие связи между массой тела и максимальным числом потомков, произведенных за жизнь матери.

Наличие инвариант жизненного цикла и жесткой взаимосвязи между отдельными его параметрами приводит к тому, что повышение приспособленности в связи с изменением одного признака необходимым образом влечет за собой “расплату”, проявляющуюся в изменении другого призна-

ка и снижении приспособленности этих же организмов в несколько иных условиях. Например, в отсутствие хищников, когда развитие популяций ограничено только нехваткой ресурсов, наиболее выгодна стратегия “суперконкурента”, способного расти при такой низкой концентрации лимитирующего ресурса, которая для нормального существования других видов недостаточна.

Как справедливо отмечает Ю.Э. Романовский (1998), для “суперконкурента” важно по возможности снизить смертность молодых особей, имеющих более высокую скорость удельного (на единицу массы) метаболизма. Однако это неизбежно влечет за собой увеличение трат на поддержание каждого потомка, а следовательно, и снижение скорости роста молодежи. У травянистых растений стратегия “суперконкурента”, проявляющаяся как способность существовать при крайне низких концентрациях элементов минерального питания в почве, достигается за счет очень больших трат на развитие мощной корневой системы (Tilman, 1990).

Выработка растениями эффективных средств защиты от выедания фитофагами (причем не только механических, но и прежде всего химических) практически всегда сопряжена с существенным снижением скорости их роста (Herns, Mattson, 1992). Во всяком случае при сопоставлении разных видов травянистых растений такая связь выявляется очень четко. Быстро растущие растения, характерные для начальных этапов сукцессии, плохо защищены от неспецифических фитофагов в сравнении с медленно растущими видами, обычными на поздних этапах сукцессии (Cates, Orians, 1975).

Надо сказать, что несмотря на всю дарвинистскую риторику, основная идеология работ, направленных на поиск трейдоффов и инвариант жизненных циклов, восходит скорее к идеям Спенсера, чем Дарвина⁷. Внимание уделяется не столько самому изменению каких-либо характеристик видов, сколько уже его результатам – некому стационарному состоянию, которое в свою очередь может быть описано как баланс процессов, ориентированных на разные цели, например на поддержание собственного существования или на вклад в будущих потомков. Дарвиновским представлениям это в принципе не противоречит, но сама идея о том, что приспособленными оказываются те особи (или точнее – те линии сменяющих друг друга поколений), у которых наилучшим образом сбалансирован бюджет затрат на рост, размножение и собственное поддержание, впервые четко сформулирована именно Спенсером. Впрочем, можно сказать, что в столь общей форме идеи эти сами по себе достаточно очевидны.

⁷ Эта мысль подсказана автору Л.В. Полищуком при обсуждении первого варианта рукописи данной статьи.

Гораздо более важны реальные данные о параметрах жизненного цикла, постепенно накапливаемые трудами многих исследователей, которые, как правило, не знают о том, что Спенсер был в некотором роде их предшественником.

Из представлений о жесткой связи между отдельными параметрами жизненного цикла вытекают следствия, которые неожиданно заставляют совершенно по-новому взглянуть на классическую для экологии проблему сосуществования видов, конкурирующих за одни и те же ресурсы. В рамках традиционных представлений дарвинизма, в частности, тех, что развивались Г.Ф. Гаузе, предполагалось, что основные направления эволюции конкурентов – это их дивергенция, расхождение по разным экологическим нишам. Однако неизбежность расплаты за приобретение (или совершенствование) любой адаптации оказывается слабым местом, которое может быть выгодно конкурентам.

Так, в модели Чараня и др. (Czárán et al., 2002) представление о трейдоффе между защищенностью от “врага” и скоростью роста использовано для объяснения механизма возникновения и поддержания видовой разнообразия бактерий, конкурирующих за один и тот же ресурс (питательный субстрат). Авторы исходили из того, что некоторые штаммы бактерий (“штаммы-убийцы”) способны вырабатывать токсические вещества, ингибирующие рост других штаммов (явление действительно известно для ряда бактерий и грибов), и таким образом получать доступ к ресурсам. Предполагалось, что наличие данной способности требует определенных затрат и поэтому скорость роста “штамма-убийцы” существенно ниже, чем у обычного (“чувствительного”) штамма. Противостоять действию токсина можно, если в ходе эволюции выработать к нему устойчивость (резистентность). Однако за это также приходится расплачиваться скоростью популяционного роста: “резистентный” штамм размножается медленнее “чувствительного”, хотя и не столь медленно как штамм “убийцы” – последнему приходится расходоваться как на производство токсина, так и на собственную защиту от него.

Реализация данной модели показала, что сосуществование штаммов, конкурирующих за один ресурс, теоретически возможно. При этом взаимодействие разных штаммов приводило к тому, что на поверхности субстрата формировалась сложная (в некоторых вариантах динамичная) картина их пространственного распределения на поверхности. Рассмотренный пример иллюстрирует возможность применения эволюционного подхода к классической экологической задаче – объяснению явления сосуществования конкурирующих видов, которое традиционно рассматривается как проти-

воречащее теории. Из рассмотренной модели следуют два важных вывода.

Во-первых, очевидно, что только наличия трейдоффа (между способностью вырабатывать ингибитор и скоростью популяционного роста) достаточно, чтобы объяснить сосуществование конкурирующих видов (расхождения видов по разным ресурсам при этом не требуется!). Сами авторы, а вслед за ними и их комментаторы (Lenski, Riley, 2002) сравнивали предлагаемую модель с известной игрой “камень–ножницы–бумага”: камень делает тупыми ножницы, ножницы режут бумагу, но в бумагу можно завернуть камень и выбросить.

Во-вторых, сосуществование видов (штаммов) было возможным только при культивировании их на твердой поверхности, а конкуренция за содержащиеся в субстрате ресурсы питания фактически оборачивалась конкуренцией за занимаемое пространство. Важность последнего обстоятельства была давно уже (Chao, Levin, 1981) подтверждена экспериментально: особый штамм *Escherichia coli*, вырабатывающий антибактериальный токсин (колицин), не выдерживал конкуренции с обычным штаммом при культивировании в перемешиваемой жидкой среде, но побеждал при выращивании тех же культур на поверхности агаровой среды. Дело в том, что обычный штамм гораздо быстрее размножался и его потери от воздействия конкурента в перемешиваемой жидкой среде были несущественными. Однако если конкуренция разыгрывалась на твердой поверхности, то штамм, вырабатывающий токсин, разрастался целой колонией и, подавляя окружающих его конкурентов, успешно отвоевывал себе пространство.

В принципе похожая ситуация возникает во многих наземных растительных сообществах, где конкуренция нередко разыгрывается в буквальном смысле за место под солнцем, но отвоеванное пространство подразумевает доступ не только к свету, но и к ресурсам минерального питания. Например, во влажном тропическом лесу на площади в 1 га могут произрастать 100–150 видов деревьев, и всем им нужен свет, влага и несколько биогенных элементов. По отношению к этим сообществам в настоящее время успешно используются так называемые “лотерейные модели” (Fagerström, 1988), трактующие заселяемое пространство как совокупность конечного числа мест, которые могут быть или заняты, или свободны. Если дерево погибает, то на освободившееся место могут попасть семена вида, присутствовавшего ранее, или любого другого вида из произрастающих в данном лесу; вероятность попадания и успешного прорастания тех или иных семян определяется чистой случайностью. Такой механизм позволяет сохранять стабильность всей системе, но в разных участках занимаемого сообществом про-

странства то и дело происходят непредсказуемые замены одних видов другими.

Успех выживания видов лотерейные модели увязывают с особенностями их жизненных циклов, прежде всего с соотношением средней продолжительности жизни и средним числом ежегодно образуемых семян. Связь между этими величинами описывается гиперболической зависимостью (чем больше продолжительность жизни, тем меньше семян образуется за год), а точки, соответствующие видам, способным сосуществовать, ложатся на гиперболу (или точнее – в пределах некоторого коридора вокруг нее, поскольку в модель обязательно вводится некоторый шум). Фактически виды очень сходны по своим требованиям к окружающей среде, и именно в силу этой одинаковости они не способны вытеснить друг друга, хотя и могут с равной вероятностью поселиться на освободившемся месте. Естественный отбор может таким образом работать не на увеличение различий между экологическими нишами (их дивергенцию), а наоборот, на возрастание их сходства, т.е. на конвергенцию.

ЕДИНИЦЫ ОТБОРА И ЭВОЛЮЦИЯ НА НАДОРГАНИЗМЕННЫХ УРОВНЯХ

При изучении эволюции жизненного цикла с помощью оптимизационных моделей обычно предполагается (хотя не всегда афишируется), что объектами отбора служат отдельные организмы (особи), а эволюционные изменения протекают на уровне локальной популяции (использование вслед за Фишером показателя r как меры приспособленности выглядит тогда вполне уместным). Однако для проверки реалистичности тех или иных вводимых предположений исследователи чаще опираются на данные, относящиеся не к одной популяции и даже не к разным популяциям одного вида, а к разным видам, филогенетически порой довольно отдаленным, например, принадлежащим к разным семействам или даже отрядам одного класса (некоторая степень родства все же всегда предполагается). В принципе такое выведение межвидовых различий из дифференцированной выживаемости (и плодовитости) особей одной популяции не должно вызывать возражений, если стоять на позициях классического дарвинизма и считать, что нет никакого специального механизма макроэволюции, отличного от микроэволюции (см., например, Ayala, 1982). Методологически, однако, гораздо сложнее перейти от особей, образуемых ими популяций и видов (глобальных совокупностей этих популяций), к сообществам – комплексам совместно обитающих особей (иногда – популяций) разных видов. Очевидно, что иерархический ряд “виды–сообщества–биомы–биота всей Земли” вовсе не является *простым* продолжением ряда “особи–популяции–виды”. Подчеркнем, что

речь идет только о совокупностях организмов. Такие категории, как экосистема (биогеоценоз), ландшафт и биосфера, намеренно оставлены в стороне, поскольку они включают косные компоненты и используются прежде всего для анализа потоков энергии и круговорота вещества.

Вопрос о приложимости эволюционного подхода к объяснению устройства сообществ и биосферы в значительной мере сводится к двум более конкретным вопросам. 1. Могут ли объектами отбора быть отдельные виды? 2. Могут ли объектами отбора быть целые сообщества? Прежде чем пытаться на них ответить, необходимо хотя бы вкратце остановиться на требованиях, традиционно предъявляемых к объектам дарвинского отбора, а в качестве таких объектов современная эволюционная биология обычно рассматривает гены, организмы и несколько реже – колонии, демы и другие внутривидовые группировки особей. В любом случае это должны быть элементы, воспроизводимые в достаточном количестве копий, или “репликаторы” (replicator) по терминологии Докинза (Dawkins, 1976). Однако, как подчеркнул Халл (Hull, 1980), одного только свойства делать себе подобных недостаточно для функционирования естественного отбора: “репликаторы” могут служить объектами отбора, только если они являются к тому же “интеракторами” (interactor), т.е. элементами, которые непосредственно и как нечто целое взаимодействуют с окружающей средой. Результатом же такого взаимодействия является дифференцированное (неодинаковое у разных особей) размножение. Исходя из этого, Халл определяет естественный отбор как “...процесс, в котором дифференцированное вымирание и размножение “интеракторов” приводит к дифференцированному возобновлению породивших их “репликаторов” (Hull, 1980, p. 318).

Гулд и Ллойд (Gould, Lloyd, 1999), специально проанализировав проблему “дарвиновской индивидуальности”, т.е. по сути дела пригодности тех или иных объектов в качестве единиц отбора, приводят три дополняющие друг друга группы критериев. Согласно “обывательской” (vernacular) точке зрения, такие объекты должны характеризоваться моментом появления на свет, моментом смерти и достаточной стабильностью в промежутке между двумя этими событиями. Иными словами – у них должна быть четко выражена дискретность в пространстве и времени. Согласно “эволюционной” точке зрения, они должны также производить потомство (потенциально – в неравном количестве), а потомки должны быть более похожими на своих родителей, чем на других особей предыдущей генерации. Наконец, согласно критериям “дарвиновской индивидуальности”, объекты отбора должны не только самовоспроизводиться как дискретные элементы, но и взаимодействовать с окружающей средой, т.е. быть “ин-

теракторами”, как это было определено ранее Халлом (см. выше). Гулд и Ллойд считают, что все перечисленные признаки если не постоянно, то по крайней мере достаточно длительное время присущи таким объектам, как гены, линии размножающихся клеток, организмы, демы и виды.

На первый вопрос – *могут ли виды быть объектами отбора*, Гулд и Ллойд отвечают положительно, фактически продолжая логику рассуждений Халла и развивая собственные ранее выдвинутые идеи. Так, видимо, неслучайно именно Гулд был одним из авторов концепции “прерывистого равновесия” (Eldredge, Gould, 1972; Gould, Eldredge, 1993), согласно которой между относительно короткими периодами резкого изменения вида существуют длительные периоды стазиса, когда вид не изменяется. Фактически это соответствует признанию дискретности видов во времени. Ллойд же известна тем, что предложила различать два типа объектов (или сущностей), вовлеченных в процесс естественного отбора. Одни, так называемые “бенефиции” (beneficiary), или живущие на ренту, постоянно подвержены отбору и благодаря этому длительное время извлекают пользу от самого процесса эволюции; другие же, называемые “демонстрирующими адаптации” (manifestor-of-adaptation), хотя и обладают адаптивными признаками, приобретают их “пассивным” путем как побочный продукт отбора, действующего на другом более элементарном уровне. В рамках этих представлений вид рассматривается Гулдом и Ллойд (Gould, Lloyd, 1999) как объект, демонстрирующий адаптации, сформировавшиеся и использовавшиеся на уровне особей.

На наш взгляд, вид может быть объектом отбора только в той мере, в какой он соответствует критериям, предъявляемым к “дарвиновским индивидуумам”. Формально эти критерии выдерживаются, но проявляются они порой не так отчетливо, как в случае индивидуумов-организмов. Очевидно, например, что интеграция частей в единое целое гораздо слабее выражена для вида, рассматриваемого как совокупность особей, связанных между собой генетическим обменом, чем для организма, рассматриваемого как совокупность клеток, жестко контролируемых генетическими и физиолого-биохимическими механизмами. Принимаемая тезис об отборе среди видов, было бы резонно допустить наличие механизма, постоянно генерирующего разнообразие видов (в некотором роде аналога процесса размножения, ведущего к экспоненциальному росту популяции), и наличие специфических ограничений, связанных с конкуренцией за ресурсы и пространство.

При этом, если реальность процесса генерирования разнообразия обычно признается, то существование ограничений, накладываемых конкуренцией, не всегда принимается как очевидное.

Никто, конечно, не сомневается в том, что межвидовая конкуренция – это обычнейшее в природе явление. Сомнения начинаются тогда, когда мы осознаем, что “слабые” конкуренты в определенных условиях оказываются более успешными, чем “сильные”, и что и те, и другие достаточно приспособлены, чтобы успешно продолжать свое существование из поколения в поколение.

Фактически вопрос о том, возможен ли отбор среди видов, может быть переформулирован как вопрос о роли естественного отбора в формировании состава сообщества. Гулд и Ллойд не упоминают о сообществах, но развиваемые ими идеи о “бенефициях” и “демонстрирующих адаптации” применимы к иерархической системе “виды–сообщество” не хуже, чем к системе “особи–вид”. “Роль”, которую какой-либо вид играет в поддержании функционирования целого сообщества, фактически может трактоваться как типичная “демонстрация адаптации”, сформированных отбором на уровне особей. Кстати, здесь вполне уместно вспомнить и о введенном ранее Гулдом и Верба (Gould, Vrba, 1982) понятии “экзаптации” – адаптации, образовавшейся для одной цели, а используемой впоследствии для другой. В качестве примера экзаптации рассматривалось, в частности, появление у предков птиц перьев, первоначально служивших для теплоизоляции, а потом оказавшихся удобными для полета.

Ряд признаков, выявляемых на уровне *сообщества*, также могут толковаться как своего рода “экзаптации”. Например, обнаруженная недавно (Simard et al., 1997) способность разных видов деревьев обмениваться готовыми продуктами фотосинтеза через гифы одного микоризообразующего гриба скорее всего есть побочный результат эволюции не деревьев, а грибов, которым выгодны связи сразу с несколькими разными растениями. Деятельность всех редуцентов, разлагающих органическое вещество и таким образом обеспечивающих продуцентов элементами минерального питания, также может рассматриваться как экзаптация с “точки зрения” сообщества. Наконец, примером “демонстрации адаптации”, проявляющихся как на уровне видов, так и сообществ, могут быть хорошо известные микробиологам (см., например, Заварзин, Колотилова, 2001) комплексы бактерий, взаимосвязанных между собой так, что конечные продукты жизнедеятельности одного вида служат ресурсом (энергии или вещества) для другого, а само изъятие этих продуктов есть необходимое условие поддержания разности концентраций субстрата и продукта (что в свою очередь делает возможным существование каждого вида в пределах такого комплекса).

Второй вопрос, *могут ли быть объектами отбора целые сообщества*, обсуждался в экологии на протяжении многих лет. Результаты этого

обсуждения, подытоженные, в частности, в обстоятельных обзорах Ю.И. Чернова (1996) и А.С. Северцова (1998), сводятся обычно к отрицательному ответу. Сообщества являются образованиями континуальными как в пространстве, так и во времени. Они не являются “дарвиновскими индивидуумами”, поскольку для них невозможно фиксировать моменты рождения и смерти, а слагающие их виды не обязательно демонстрируют совпадающее распределение в пространстве и времени. Напомним, что последнее обстоятельство еще в 1920-е годы подчеркивалось Л.Г. Раменским и Глисоном, но их идеи тогда не получили развития: представления о сообществах как о целостных образованиях, напоминающих организмы, казались гораздо более привлекательными и многообещающими.

В последние годы наряду с остро критическим отношением ко всяким попыткам выявления общих закономерностей на уровне сообществ (Lawton, 1999) стали все чаще высказываться соображения о сообществах как объектах, обладающих эмерджентными свойствами. Такие свойства не выводятся непосредственно из особенностей поведения отдельных элементов данной системы, а являются результатами их взаимодействия. Если использовать терминологию Ллойд, то эмерджентные свойства сообщества – это своего рода демонстрации адаптации, сформированных на уровне видов (бенефициев). Но не исключено, что бенефициями могут быть и сами сообщества. На теоретическом уровне этот вопрос решен. К примеру, Джонсон и Бурлейст (Johnson, Boerlijst, 2002) полагают, что система “хозяин–паразит”, рассматриваемая как простейшая модель сообщества, может формироваться естественным отбором как целостное образование, причем селективное преимущество получают те “локальные” или “элементарные” сообщества, которые оказываются более устойчивыми во времени.

Не исключено, что стабильное существование такой системы легче достигается в том случае, если развивается она не в трехмерном пространстве жидкой перемешиваемой среды (как, например, планктон в верхних слоях озера или моря), а в двухмерном, в зоне раздела двух сред (подобно сообществам обрастаний на различных подводных поверхностях). Так, самоорганизация модельной системы “хозяин–паразит” (Johnson, Boerlijst, 2002), в которой отбор идет на скорость передачи возбудителя (паразита), приводит к тому, что на поверхности субстрата формируются небольшие локальные скопления (сообщества), характеризующиеся некоторой средней скоростью передачи паразита от одного хозяина к другому. Если же эта скорость становится слишком высокой, то хозяин вымирает, а вслед за ним исчезает и паразит.

Напомним, что в описанной выше модели Чарана и др. (Czárán et al., 2002) сосуществование разных штаммов бактерий, конкурирующих за один ресурс, достигается только тогда, когда вся система развивается на поверхности, где растущие группы клеток определенного штамма могут закрепиться, отвоевав себе пространство, а размещение их друг относительно друга образует определенную структуру. Сосуществование множества разных видов деревьев в тропическом лесу, согласно “лотерейным моделям”, также на самом деле определяется конкуренцией за пространство (Fagerström, 1988).

К сообществам, которые воспринимаются нами как особо высоко интегрированные, безусловно относятся так называемые “био пленки” и как частный, но очень распространенный их вариант – циано-бактериальные маты⁸. Теснейшее функциональное взаимодействие отдельных компонентов (локальных популяций разных микроорганизмов) таких сообществ дополняется наличием общей структурной основы (матрикса), которая может быть образована нитчатыми колониями цианобактерий, но чаще всего – студенистыми веществами (полисахаридами), выделяемыми бактериальными клетками во внешнюю среду и связывающими их в единый пласт. Сообщества биопленок благодаря своей высокой интегрированности напоминают лишайники или даже искусственно выращиваемую ткань многоклеточного организма. В принципе можно представить себе ситуацию, когда разного типа биопленки (маты) конкурируют за заселяемую поверхность и среди них происходит отбор. Вопрос этот остается открытым, хотя взаимоотношения между компонентами биопленки и возможные механизмы поддержания ее структуры в последнее время обсуждаются очень интенсивно (Molin et al., 2000; Marsh, Bowden, 2000; Wimpenny, 2000).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ: ДАРВИНИСТСКОЕ ОБЪЯСНЕНИЕ И “НЕДАРВИНОВСКАЯ” ЭВОЛЮЦИЯ

Вынесенная в заголовок популярной статьи фраза Добжанского (Dobzhansky, 1973) о том, что “ничто в биологии не имеет смысла вне эволюции”, часто цитируется в работах эволюционистов, но значительно реже в работах экологов. Само по себе это не должно вызывать удивления: эволюционный подход проникал в экологию довольно медленно и лишь в некоторые ее области. Наиболее заметный прогресс в использовании эволюционной (а точнее – дарвинистской) идеологии достигнут при изучении жизненных циклов популяций.

⁸ Такое впечатление может складываться отчасти из-за существенной разницы в масштабах “пространства-времени” наблюдателя и объекта наблюдений.

Поиск различных трейдоффов и инвариант был и остается своего рода ариадниной нитью в попытках объяснить, как обеспечивается необходимый уровень приспособленности у видов, заметно различающихся плодовитостью, выживаемостью (отдельно молодых и взрослых), возрастом достижения половозрелости и другими особенностями жизненного цикла. Хотя представление о трейдоффах достаточно четко было сформулировано уже в работах Спенсера в 1870-х годах и исходило оно из его идей о подвижном равновесии, в современную науку оно вошло через классический дарвинизм.

При этом *объяснение* выявленных закономерностей фактически всегда подразумевает, что любой реализовавшийся вариант жизненного цикла в определенных конкретных условиях имеет селективное преимущество. Смысл эти исследования приобретают только тогда, когда данные, полученные для разных видов, выстраиваются в некоторую систему. Иными словами, логика объяснения в данном случае не отличается в принципе от той, что используется классической эволюционной морфологией, которая всегда является *сравнительной* морфологией, и реально имеет дело со статикой, а не динамикой.

Идея исторического развития всего живого и признание генетических связей между разными группами организмов фактически предопределяют характер многих возможных объяснений в биологии. По мнению Алекса Розенберга (Rosenberg, 2001), рассмотревшего данную проблему с философской точки зрения, биология вообще есть “наука историческая”, все объяснения ее – это объяснения исторические, а законы могут быть сведены к законам естественного отбора. К сожалению, Розенберг не ссылается при этом на обстоятельные работы Роберта Питерса (Peters, 1991), который, подробно рассмотрев разные типы объяснений именно в экологии, пришел к выводу, что исторические объяснения вообще не могут считаться истинно *научными* объяснениями, поскольку они не обладают прогностической силой⁹.

Очевидно, что историческое объяснение всегда апостериорно и на его основе ничего нельзя предсказать, кроме разве того, что выживут в будущем те линии организмов, которые будут обладать селективным преимуществом. Дальше этого абсолютно тавтологического утверждения мы пойти не можем, поскольку не знаем, какими бу-

⁹ Возможность полноценного научного объяснения в экологии Питерс связывал только с некоторыми эмпирически установленными связями, дающими основу для прогноза. В качестве примера он рассматривал зависимость величины продукции фитопланктона от обеспеченности биогенными элементами. На наш взгляд, хорошими примерами такого рода могут быть зависимости разных переменных от размера особи (например, зависимость от массы тела интенсивности обмена организма или средней плотности популяции).

дут новые условия и какие признаки окажутся для организмов наиболее полезными. Конечно, мы можем предполагать, что скорее всего останутся основные группы прокариот, существующие на Земле уже по крайней мере 3 млрд. лет и пережившие ряд серьезных изменений условий в масштабах всей планеты. Что же касается высокоразвитых эукариот (т.е. представителей животного и растительного царств), то определенности относительно их будущего меньше, хотя возможностей подходить исторически к анализу же достигнутых ими в ходе эволюции результатов, гораздо больше. Удобной же основой для конструирования подобных априорных “исторических объяснений” пока по-прежнему остается дарвинизм.

Отдавая должное успехам классической дарвиновской парадигмы при сравнительном анализе популяций разных видов и их жизненных циклов, мы понимаем, что вся экология как наука этим не исчерпывается. Объектами ее являются и сообщества, и экосистемы, и биосфера, которые также претерпели определенное развитие, также являются плодами эволюции и соответственно им также можно дать “историческое объяснение”. Но следует ли из этого, что основной движущей силой развития этих объектов был естественный отбор, а изучение их должно опираться на постулаты дарвинизма? Скорее всего и на первую, и на вторую часть этого вопроса следует ответить отрицательно. Сообщества, экосистема и биосфера сами по себе не являются элементами дарвиновского отбора.

Неудивительно также, что специалисты, исследующие экосистемы и биосферу, апеллируют не столько к постулатам дарвинизма, сколько к законам термодинамики или к физиологическим особенностям организмов (ведь именно физиология организмов определяет их вовлеченность в те или иные биогеохимические циклы). Основное внимание при этом чаще направлено на то, как экосистемы и биосфера устроены и работают сейчас, а не на то, в какой мере их нынешнее состояние предопределено прошлым. Если бы мы знали не одну биосферу, а много разных, то, опираясь на испытанную методологию сравнительного подхода, наверно могли бы более аргументировано *объяснять* ее настоящее через ее прошлое. Но биосферу мы знаем только одну.

Видимо, не случайно авторы практически всех крупных обобщений, касающихся развития и функционирования биосферы, весьма критически относятся к дарвинизму, или во всяком случае – к возможностям его использования при объяснении механизма формирования современной биосферы. Так, основатель концепции биосферы – В.И. Вернадский, хотя и с большим пиететом отзывался о Дарвине, оставался чужд самой теории происхождения видов путем естественного отбо-

ра, что, на наш взгляд, неудивительно, поскольку стохастизму не было места в системе его крайне детерминистских воззрений (подробнее см.: Гиляров, 1994). Характерно и неоднократное подчеркивание Вернадским двух моментов, которые, как он полагал, не нашли достаточного отражения в дарвинизме: во-первых, направленности определенных эволюционных преобразований (в качестве частного случая он рассматривал “принцип цефализации” Дана), а во-вторых, наличия персистентов, т.е. видов и родов, практически не меняющихся на протяжении длительного отрезка палеонтологической летописи. Внимание к персистентным формам сочеталось у Вернадского с его более общим тезисом о геологической вечности жизни.

Гипотеза Геи, развитая Джеймсом Лавлоком (Lovelock, 1979, 1989; см. также: Barlow, Volk, 1992; Volk, 1998), идеологически очень близка к концепции Вернадского, хотя предложена независимо от нее и на полвека позже. Суть данной гипотезы в том, что на Земле существует глобальная система саморегуляции, обеспечиваемая исключительно наличием жизни и активно поддерживающая физические условия такими, чтобы они были совместимы с жизнью. Аналогия между Геей и отдельным организмом, для которого гомеостаз – важнейшее свойство, послужила поводом для жесткой критики со стороны последователей дарвинистов, утверждавших, что возникнуть и совершенствоваться механизм гомеостаза может только путем естественного отбора, а говорить о конкуренции и отборе среди разных глобальных систем бессмысленно. С другой стороны, вокруг Геи консолидировались антидарвинисты (Bunyard, Goldsmith, 1989), которые те же самые явления трактовали как свидетельства крайней неполноты дарвинизма, который, по их мнению, пригоден для объяснения только некоторых аспектов микроэволюции на уровне отдельных рассматриваемых популяций.

Сами же сторонники Геи, избегая конфронтации как с дарвинистами, так и антидарвинистами, старались предлагать такие варианты возникновения систем саморегуляции, которые не требовали бы отбора на уровне конкурирующих биосфер. В частности, Лавлок (Lovelock, 1989) разработывал модель “планеты темных и светлых ромашек”, согласно которой на некой планете, вращающейся вокруг некой звезды, существуют популяции двух типов “ромашек” – с темными и светлыми цветками (соцветиями). Темные ромашки, снижая величину альбедо, способствуют нагреву поверхности, а светлые через повышение альбедо способствуют ее охлаждению. По мере увеличения яркости звезды (а такое действительно происходило с солнцем, когда на Земле существовала жизнь) температура на поверхности планеты должна была возрастать строго пропорционально увеличению интенсивности падающе-

го на нее излучения. Однако в модели этого не происходило, поскольку сначала на планете доминировали темные ромашки, лучше поглощавшие тепло, которого растениям не хватало, а затем по мере увеличения яркости звезды их сменяли светлые, нагревавшиеся не столь сильно). За счет меняющегося соотношения площадей, занятых светлыми и темными ромашками, температура на такой гипотетической “планете ромашек” поддерживалась на одном уровне или во всяком случае менялась не так сильно, как это было бы на планете в отсутствие предложенного механизма изменения альбедо. Таким образом, гомеостаз, способствующий поддержанию условий, совместимых с жизнью, возникал внутри самой системы без необходимости отбора среди множества однотипных систем.

Проблема совместимости гипотезы Геи и представлений об отборе специально обсуждалась Тимом Лентоном (Lenton, 1998), по мнению которого основной механизм эволюции Геи – это наличие обратных связей, образующих трехуровневую иерархию. Первый уровень соответствует чисто абиотической системе: примером его могут быть связи, возникающие в процессе геохимического круговорота углерода, включающего выветривание карбонатов и силикатов, связывание атмосферного CO_2 и последующую эмиссию его в результате вулканической активности. Второй уровень – это обратные связи роста, возникающие при усилении воздействия на среду растущей популяции (они могут быть и положительными, и отрицательными). Существенно при этом, что изменение среды организмами трактуется как своего рода расширенный (extended) вариант признака самих организмов. В качестве примера данного типа взаимосвязей приводится включение организмов в процесс выветривания силикатов. Наконец, третий уровень взаимосвязей по Лентону – “селективный”. В качестве примера он рассматривает модель “темных и светлых ромашек” – селективное преимущество разных видов в разных условиях и их разное влияние на внешнюю среду. Таким образом, по мнению Лентона, отбор может иметь определенное значение в формировании Геи (биосферы), но происходит он *внутри* системы Геи, между разными ее элементами, но не *между* разными вариантами самой системы.

Очень обстоятельно “недарвиновские” взгляды на эволюцию биосферы развивает в последнее время Г.А. Заварзин (1999, 2000). По его мнению, дарвинизм не подходит для описания эволюции биосферы, поскольку основывается на “индивидуалистическом подходе”, т.е. пытается вывести все развитие жизни на Земле из событий, происходящих на уровне особи. При этом система отношений выстраивается “снизу вверх” и требует случайного совпадения множества независимо происходящих событий (мутаций, формирования

подходящих экологических ниш и т.п.). Такая цепь совпадений кажется автору обсуждаемой концепции слишком маловероятной, чтобы иметь универсальное значение. Заметим, правда, что обозначенная им схема микроэволюции соответствует скорее уже устаревшим представлениям “синтетической теории эволюции”, чем современной генетике, которая рассматривает геном как гораздо более лабильную структуру (Голубовский, 2000), способную реагировать на изменения во внешней среде быстрее и проще.

Индивидуалистический подход, по мнению Г.А. Заварзина, непропорционально много внимания уделяет конкуренции, практически игнорируя кооперацию, а теснейшая кооперация разных организмов нередко является необходимым элементом их существования, причем микробные сообщества дают здесь особенно много убедительных примеров (так, нередко возникают ситуации, при которых конечный продукт жизнедеятельности одного вида оказывается субстратом питания для другого, причем изъятие из среды этого продукта для первого вида не менее важно, чем потребление для второго). Г.А. Заварзин подчеркивает при этом еще один, действительно важный момент, ранее, кажется, ускользавший от внимания исследователей. Дело в том, что виды микробов, входящие в одно сообщество и неспособные вне этого сообщества существовать, часто принадлежат к филогенетически очень далеким линиям. Очевидно, что такой “химерный” состав сообщества никак не может возникнуть за счет дивергенции из одного исходного типа организмов. Подобные ситуации не рассматривались дарвиновской теорией и, на наш взгляд, действительно являются для нее в некотором роде вызовом. Хотя, с другой стороны, нет и оснований утверждать, что теории этой противоречит существование в природе кооперативных (или мутуалистических в широком смысле) отношений.

Г.А. Заварзин (1999) считает, что классический дарвинизм не уделяет также должного внимания иерархии систем, образующих биосферу, а иерархическое строение системы обязательно подразумевает наличие ограничений не только снизу, но и сверху. Если функционирующая система существует долго, то ее элементы (блоки) должны действовать достаточно согласованно. При этом система, как он полагает, невольно отбирает то, что способствует продолжению ее существования. С жесткостью же требований, накладываемых системой *сверху*, можно связать способность организмов к функциональной конвергенции, к выполнению ими одних и тех же биогеохимических задач, несмотря на разное происхождение.

Нельзя не согласиться с Г.А. Заварзиным в том, что развитие таких больших сложных систем, как биосфера, происходит аддитивно: “...по-

следующая по времени система накладывается на предыдущую, которая сохраняется со всеми основными связями, <...> а чтобы существовать, организм должен вписаться в уже существующее сообщество с его наиболее важными функциональными связями” (Заварзин, 1999, с. 26). Продолжая эту мысль, можно сказать, что биосфера характеризуется чрезвычайной разновозрастностью ее компонентов, или “гетеробатмией”, если пользоваться термином А.Л. Тахтаджяна (1998). Сравнительно просто устроенные прокариоты, возраст которых превышает 2–3 млрд. лет, не просто соседствуют, а теснейшим образом взаимодействуют со сложно устроенными многоклеточными эукариотами, возраст которых измеряется миллионами, а если считать только крупные филогенетические линии, то в лучшем случае сотнями миллионов лет. Различия становятся еще более разительными, если измерять возраст не годами, а числом поколений.

Отдавая должное дарвинизму как замечательной логической схеме, позволяющей объяснять происхождение, распространение и закрепление практически всех адаптаций (как для прокариот, так и для эукариот), мы вместе с тем вынуждены признать, что эта теория на самом деле не предлагает какого-либо специального объяснения крупным “системным” скачкам в морфофизиологическом устройстве организмов¹⁰. Мы имеем в виду те события, которые Джон Мэйнард Смит и Йорш Шатмарый (Maynard Smith, Szathmáry, 1995) называют “большими переходами” (major transitions) и к которым относят, например, возникновение эукариотной клетки, появление полового размножения, становление многоклеточности и социальной организации (например, колоний общественных насекомых). Эти переходы являются маловероятными, но необратимыми событиями.

Если прокариотные микроорганизмы представляют собой идеально приспособленные существа, повсеместно распространенные и успешно существующие по крайней мере 2–3 млрд. лет, то зачем (а если кого-то шокирует такая телеологическая постановка вопроса – то “почему”, или “вследствие какой причины”) в эволюции возникли сначала одноклеточные, а потом и многоклеточные эукариоты, давшие в конце концов крупных высокоорганизованных животных и весьма совершенно устроенные сосудистые растения. Чрезвычайное разнообразие форм и размеров животных и высших растений кажется излишней роскошью для функционирования биосферы. Гораздо более простые формы не менее успешно справляются со всеми биогеохимическими функциями самых сложно устроенных животных и растений. Для последовательных дарвинистов не стоит проблема макроэволюции,

отличная от микроэволюции, однако “недарвиновский” подход к эволюции биосферы если и ставит такую проблему, то также не предлагает ее решения.

Нам представляется, что ни на одном из этапов своего развития биосфера не ставила и не ставит никаких “задач” (даже при сугубо метафорическом понимании этого слова) перед эволюционирующими линиями тех или иных организмов. Большая система вовсе не отбирает себе чего-то такого, что ей нужно для таких-то своих специальных целей. Говорить о том, что эволюция любой группы организмов должна быть согласована с ограничениями, накладываемыми большой системой, довольно бессмысленно, поскольку любой организм, доживший до момента своего размножения и оставивший жизнеспособное потомство, уже продемонстрировал достаточную приспособленность. На Земле может быть бескислородная атмосфера, но если в тонком слое циано-бактериального мата есть свободный кислород, значит есть местообитания, в которых аэробы могут иметь преимущество.

На наш взгляд, эволюция биосферы, понимаемая как постепенное изменение во времени системы свойственных ей биогеохимических циклов, и эволюция мира самих живых организмов (т.е. их филогения) представляют собой совершенно разные, хотя и взаимодействующие процессы. Например, возникновение сосудистых растений – важнейший этап филогенеза всего растительного царства. До этого безусловно “гениальным изобретением” эволюции была целлюлоза – дешевый и прочный строительный материал. Наличие целлюлозы и сосудистых тканей позволило растениям завоевать сушу и в конце концов стать важнейшим звеном биогеохимической машины биосферы: как-никак, но на сушу приходится по крайней мере половина всей первичной продукции Земли, хотя суша занимает всего одну треть от поверхности планеты, причем часть суши покрыта льдами или очень жаркими пустынями. Таким образом, удобное конструктивное решение, найденное в процессе филогенеза растений, имело важнейшие биогеохимические последствия. Но есть ли здесь хоть какое-то противоречие с классическим дарвинизмом? Есть ли повод утверждать (или, выражаясь более осторожно, предполагать), что сложное анатомическое устройство высших растений возникло специально для выполнения каких-то биосферных задач? Не есть ли это в неявной форме возврат к креационистской парадигме естественной истории?

Автору не кажется, что Г.А. Заварзин (1999, с. 47) прав, когда утверждает, что общая логика развития биосферы противостоит индивидуалистическому подходу и в определенном смысле “переворачивает логику” дарвиновской системы:

¹⁰ Из этого, правда, вовсе не следует, что подобные скачки противоречат классическому дарвинизму.

“направлением эволюции становится вырождение возможностей, <а наиболее сложные организмы> оказываются вместе с тем наиболее зависимыми”. Действительно, по сравнению с прокариотами, у которых реализуется множество возможных сочетаний разных типов обмена, разных источников углерода и энергии (Заварзин, 1974), эукариоты очень однообразны: все животные – аэробные хемогетеротрофы (или органотрофы, если быть точнее), а растения (за исключением немногих паразитов) – кислородные фототрофы. Чрезвычайное разнообразие форм, размеров и жизненных циклов развивается в пределах групп многоклеточных, принципиально сходных по своей физиологии и биохимии и соответственно полностью зависимых в своем существовании от прокариотных микроорганизмов – главных “моторов” биохимических циклов.

Но очевидное сужение физиолого-биохимического базиса жизни по мере ее эволюции, на наш взгляд, не только не противоречит дарвиновской теории, а в некотором роде ее подтверждает. “Одинаковость” (биохимическая, физиологическая, цитологическая) основных групп эукариот есть не что иное, как свидетельство их происхождения от одного или очень немногих предков и (или) происхождения их через “бутылочное горлышко” крайне низкой численности. Роль чистой случайности, стохастического фактора в явлениях такого рода необычайно велика. К примеру, абсолютно случайным и чрезвычайно маловероятным событием мог быть захват органотрофной бактерией фотосинтезирующей цианобактерии¹¹, но если получившийся химерный организм в силу чисто случайного стечения обстоятельств оказался не менее жизнеспособным, чем его живущие самостоятельно предки, то это и был “большой переход”, а дальше запускался классический дарвиновский механизм с последствиями, практически не предсказуемыми, но вовсе не противоречащими дарвинизму.

Так, жизнеспособность новых форм должна была проявляться именно на “экологическом уровне” – прежде всего как конкурентоспособность. При этом важнейшая роль всегда принадлежала (и продолжает принадлежать) такому чисто “дарвиновскому” фактору, как экспоненциальный рост численности организмов, который всегда приводит к нехватке ресурсов и неизбежной конкуренции. Эволюционный подход в экологии не должен отказываться от дарвинизма, но при этом он, конечно, обязан учитывать эмерджентные свойства сообществ, экосистем и всей биосферы, т.е. объектов, не являющихся аналогами организмов, или “дарвинскими индивидами”.

¹¹ Сценарий, предусмотренный гипотезой Линн Маргулис (Margulis, 1998; Маргелис, 1983) о симбиотическом происхождении эукариотной клетки и в настоящее время рассматриваемый уже как общепринятая теория.

Работа выполнена в рамках проекта, поддержанного грантом РФФИ 01-04-48384. На последних этапах работы над рукописью поддержку оказала Линн Маргулис (Lynn Margulis) за счет присужденной ей премии А. Гумбольдта, а также Вольфганг Крумбайн (Wolfgang Krumbein), организовавший визит автора в университет Карла фон Оссецкого (Ольденбург, ФРГ). Большую помощь в работе оказали А.А. Горбушина и Г.С. Левит. Ценные замечания по первоначальному варианту текста сделали Г.А. Заварзин, Н.А. Заренков, Н.Н. Марфенин, Б.М. Миркин, Л.В. Полищук, Ю.Э. Романовский и А.К. Тимонин. Многие из этих замечаний были по возможности учтены при доработке статьи, но не со всеми автор мог согласиться. Всем указанным лицам и организациям автор выражает свою глубокую благодарность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Галл Я.М., 1993. Становление эволюционной теории Чарльза Дарвина. СПб.: Наука. 141 с.
- Гаузе Г.Г., 1999. Борьба за существование // www.ggause.com/
- Гиляров А.М., 1992. Мифологическое в экологии // *Природа*. № 2. С. 3–10.
- Гиляров А.М., 1994. Вернадский, дарвинизм и Гея. Критические заметки на полях “Биосферы” // *Журн. общ. биологии*. Т. 55. № 2. С. 238–249.
- Гиляров А.М., 1998а. Экология, обретающая статус науки // *Природа*. № 2. С. 89–99.
- Гиляров А.М., 1998б. Экология в поисках универсальной парадигмы // *Природа*. № 3. С. 73–82.
- Голубовский М.Д., 2000. Век генетики: эволюция идей и понятий. СПб.: Борей Арт. 262 с.
- Горшков В.В., Горшков В.Г., Данилов-Данильян В.И. и др., 1999. Биотическая регуляция окружающей среды // *Экология*. № 2. С. 105–113.
- Дегерменджи Ф.Г., 1981. Проблема сосуществования взаимодействующих проточных популяций // *Смешанные проточные культуры микроорганизмов*. Новосибирск: Наука СО. С. 26–106.
- Заварзин Г.А., 1974. Фенотипическая систематика бактерий: пространство логических возможностей. М.: Наука. 142 с.
- Заварзин Г.А., 1999. Индивидуализм и системный анализ – два подхода к эволюции // *Природа*. № 1. С. 23–34.
- Заварзин Г.А., 2000. Недарвиновская область эволюции // *Вестн. РАН*. Т. 70. № 5. С. 403–411.
- Заварзин Г.А., Колотилова Н.Н., 2001. Введение в природоведческую микробиологию. М.: Книжный дом “Университет”. 255 с.
- Ивлев В.С., 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат. 252 с. (2-е изд. 1977 г. Киев: Наук. думка. 272 с.)
- Лэк Д., 1957. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Изд-во иностр. лит. 303 с.
- Маргелис Л., 1983. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир. 352 с.

- Миркин Б.М., 1983. О типах эколого-ценологических стратегий у растений // Журн. общ. биологии. Т. 44. № 5. С. 603–613.
- Новиков Г.А., 1980. Очерк истории экологии. Л.: Наука. 287 с.
- Раменский Л.Г., 1924. Основные закономерности растительного покрова и их изучение // Вестник опытного дела. Воронеж. Отдельный оттиск. С. 1–37.
- Раменский Л.Г., 1938. Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз. 620 с.
- Романовский Ю.Э., 1989а. Современное состояние концепции стратегии жизненного цикла // Биол. науки. № 11. С. 18–31.
- Романовский Ю.Э., 1989б. Конкуренция за флуктуирующий ресурс: эволюционные и экологические последствия // Журн. общ. биологии. Т. 50. № 3. С. 304–315.
- Романовский Ю.Э., 1998. Стратегии жизненного цикла: синтез эмпирического и теоретического подходов // Журн. общ. биологии. Т. 59. № 6. С. 565–585.
- Романовский Ю.Э., 2001. Оптимальный возраст половозрелости и ограничения на выживаемость молоди у млекопитающих // Журн. общ. биологии. Т. 62. № 1. С. 25–33.
- Северцов А.С., 1998. Эволюция популяций и эволюция биоценозов // Зоол. журн. Т. 77. № 5. С. 517–526.
- Северцов С.А., 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.: Изд-во АН СССР. 316 с.
- Спенсер Г., 1870. Основания биологии. Т. 2. СПб.: Изд. Н.П. Полякова. 440 с.
- Тажтаджян А.Л., 1991. Дарвин и современная теория эволюции / Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. СПб.: Наука. С. 489–552.
- Тажтаджян А.Л., 1998. Principia tektologica. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. СПб.: СПХФА. 118 с.
- Терехин А.Т., Будилова Е.В., 2001. Эволюция жизненного цикла: модели, основанные на оптимизации распределения энергии // Журн. общ. биологии. Т. 62. № 4. С. 286–295.
- Чернов Ю.И., 1996. Эволюционная экология – сущность и перспективы // Успехи соврем. биологии. Т. 116. № 3. С. 277–292.
- Adams Ch.C., 1913. Guide to the study of animal ecology. N.Y.: Macmillan. 183 p.
- Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt K.P., 1949. Principles of animal ecology. Philadelphia, London: W.B. Saunders. 837 p.
- Arthur W., 2002. The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology // Nature. V. 415. P. 757–764.
- Ayala F.J., 1982. Beyond Darwinism? The challenge of macroevolution to the synthetic theory of evolution // Philosophy of Science Association / Eds Asquith P.D., Nickels T. V. 2. P. 275–291.
- Barlow C., Volk T., 1992. Gaia and evolutionary biology // BioScience. V. 42. № 9. P. 686–693.
- Bunyard P., Goldsmith E., 1989. Gaia and evolution / Eds. Bunyard P., Goldsmith E. / Proceedings of the Second Annual Camelford Conference on the Implications of the Gaia Thesis. Camelford, Cornwall: Wadebridge Ecol. Center. 154 p.
- Cates R.G., Orians G.H., 1975. Successional status and the palatability of plants to generalized herbivores // Ecology. V. 56. № 2. P. 410–418.
- Chao L., Levin B.R., 1981. Structured habitats and the evolution of anticompeter toxins in bacteria // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 78. № 10. P. 6324–6328.
- Charnov E., 1993. Life history invariants: Some explorations of symmetry in evolutionary ecology. Oxford: Oxford Univ. Press. 67 p.
- Clements F.E., 1916. Plant succession: An analysis of the development of vegetation. Publication № 42. Washington (D.C.): Carnegie Institute.
- Clements F.E., 1928. Plant succession and indicators. N.Y.: H.W. Wilson. 453 p.
- Cole L.C., 1954. The population consequences of life history phenomena // Quart. Rev. Biol. V. 29. P. 103–137.
- Czárán T.L., Hoekstra R.F., Pagie L., 2002. Chemical warfare between microbes promotes biodiversity // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 99. № 2. P. 786–790.
- Darwin Ch., 1859. The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life (A reprint of sixth edition. L.: Oxford Univ. Press, 1956. 592 p.).
- Darwin Ch., 1975. Natural Selection; being the second part of his Big Species Book written from 1856 to 1858 / Ed. Stauffer R.C. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Dawkins R., 1976. The selfish gene. Oxford: Oxford Univ. Press. 224 p.
- Dobzhansky T., 1973. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution // Amer. Biol. Teacher. V. 35. P. 125–129.
- Egerton F., 1973. Changing concepts of the balance of nature // Quart. Rev. Biol. V. 48. № 2. P. 322–350.
- Eldredge N., Gould S.J., 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism // Models in paleobiology / Ed. Schopf T.J.M. San Francisco: Freeman, Cooper. P. 82–115.
- Elton C., 1930. Animal ecology and evolution. Oxford: Clarendon Press. 96 p.
- Fisher R.A., 1958. The genetical theory of natural selection. N.Y.: Dover Publication, Inc. 293 p.
- Fagerström T., 1988. Lotteries in communities of sessile organisms // Trends in Ecol. Evol. V. 3. № 11. P. 303–306.
- Forbes S.A., 1887. The lake as a microcosm // Bull. Peoria Sci. Assn. P. 77–87. (Reprinted in: Bulletin of Illinois State Natural History Survey. 1925. № 15. P. 537–550.)
- Gadgil G., Bossert W.H., 1970. Life historical consequences of natural selection // Amer. Natur. V. 104. P. 1–24.
- Gause G.F., 1934. The struggle for existence. Baltimore: Williams and Wilkins. 163 p.
- Ghilarov A.M., 1992. Ecology, mythology and the organismic way of thinking in limnology // Trends in Ecol. Evol. V. 7. № 1. P. 22–25.
- Ghilarov A.M., 2001. The changing place of theory in 20th century ecology: from universal laws to array of methodologies // Oikos. V. 92. № 1. P. 357–362.
- Gleason H.A., 1926. The individualistic concept of the plant association // Bull. Torrey Botanical Club. V. 53. P. 7–26.

- Gould S.J., Eldredge N., 1993. Punctuated equilibrium comes of age // *Nature*. V. 366. P. 223–227.
- Gould S.J., Lloyd E.A., 1999. Individuality and adaptation across levels of selection: How shall we name and generalize the unit of Darwinism? // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 96. № 21. P. 11904–1999.
- Gould S.J., Vrba E.S., 1982. Exaptation – a missing term in the science of form // *Paleobiology*. V. 8. № 1. P. 4–15.
- Grime J.P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies // *Nature*. V. 250. P. 26–31.
- Grime J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // *Amer. Natur.* V. 111. P. 1169–1194.
- Grime J.P., 1979. Plant strategies and vegetation processes. N.Y.: John Wiley. 222 p.
- Haeckel E., 1866. *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaften, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Descendenz-Theorie*. Berlin. Bd. 1. 574 S. Bd. 2. 426 S.
- Herms D.A., Mattson W.J., 1992. The dilemma of plants: to grow or defend // *Quart. Rev. Biol.* V. 67. № 3. P. 283–335.
- Hull D.L., 1980. Individuality and selection // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 11. P. 311–332.
- Johnson C.R., Boerlijst M.C., 2002. Selection at the level of the community: the importance of spatial structure // *Trends in Ecol.* Vol. V. 17. № 2. P. 83–90.
- Kingsland S., 1985. *Modeling nature: Episodes in the history of population ecology*. Chicago; L.: Univer. Chicago Press. 267 p.
- Kozłowski J., 1993. Measuring fitness in life-history studies // *Trends in Ecol. Evol.* V. 8. P. 84–85.
- Kozłowski J., Weiner J., 1997. Interspecific allometries are byproducts of body size optimization // *Amer. Natur.* V. 149. P. 352–380.
- Lack D., 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford: Clarendon Press. 343 p.
- Leake C.D., 1945. Ethicogenesis // *Scient. Monthly*. V. 60. P. 245–253 (Цитировано по: Allee et al., 1949).
- Lenski R.E., Riley M.A., 2002. Chemical warfare from an ecological perspective // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 99. № 2. P. 556–558.
- Lenton T.M., 1998. Gaia and natural selection // *Nature*. V. 394. P. 439–447.
- Limoges C., 1972. Introduction // *Linné C. L'équilibre de la nature*. Paris: Vrin. P. 7–22.
- Linné C., 1972. *L'équilibre de la nature*. Paris: Vrin. 170 p.
- Lotka A., 1925. *Elements of physical biology*. Baltimore: Williams and Wilkins. 460 p.
- Lovelock J., 1979. *Gaia: A new look at life on Earth*. Oxford: Oxford Univ. Press. 157 p.
- Lovelock J., 1989. *The ages of Gaia: A biography of our living Earth*. Oxford: Oxford Univ. Press. 252 p.
- Lawton J.H., 1999. Are there general laws in ecology? // *Oikos*. V. 84. P. 177–192.
- MacArthur R.H., 1972. *Geographical ecology: Patterns in the distribution of species*. N.Y.: Harper and Row. 269 p.
- Margulis L., 1998. *Symbiotic planet (A new look at evolution)*. N.Y.: Basic Books. 147 p.
- Marsh P.D., Bowden G.H.W., 2000. Microbial community interactions in biofilms // *Community structure and cooperation in biofilms / Eds Alison D.G., Gilbert P., Lappin-Scott H.M., Wilson M.* Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 167–198.
- Maurer B.A., 1999. *Untangling ecological complexity: The macroscopic perspective*. Chicago; L.: Univ. Chicago Press. 251 p.
- Maynard Smith J., Szathmáry E., 1995. *The major transitions in evolution*. Oxford: W.H. Freeman.
- Molin S., Haagensen J.A.J., Barken K.B., Sternberg C., 2000. Microbial communities: aggregates of individuals or co-ordinated systems // *Community structure and cooperation in biofilms / Eds Alison D.G., Gilbert P., Lappin-Scott H.M., Wilson M.* Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 199–214.
- Peters R.H., 1976. Tautology in evolution and ecology // *Amer. Natur.* V. 110. P. 1–12.
- Peters R.H., 1991. *A critique for ecology*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 366 p.
- Roff D.A., 1992. *The evolution of life histories*. N.Y.: Chapman and Hall. 535 p.
- Rosenberg A., 2001. How is biological explanation possible? // *Brit. J. Phil. Sci.* V. 52. P. 735–760.
- Schoener T.W., 1986. Mechanistic approaches to community ecology: a new reductionism? // *Amer. Zool.* V. 26. № 1. P. 81–106.
- Sibly R., Antonovics J., 1992. Life history evolution // *Genes in ecology / Eds Berry R.J., Crawford T.J., Hewitt G.M.* Oxford: Blackwell Sci. Publ. P. 87–122.
- Simard S.W., Perry D.A., Jones M.D., Myrold D.D., Durall D.M., Molina R., 1997. Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field // *Nature*. V. 388. P. 579–582.
- Spencer H., 1867. *The principles of biology*. V. 2. L.: Williams and Norgate. 569 p.
- Stearns S.G., 1992. *The evolution of life histories*. Oxford: Oxford Univ. Press. 249 p.
- Tilman D., 1986. A consumer-resource approach to community structure // *Amer. Zool.* V. 26. № 1. P. 5–22.
- Tilman D., 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of composition and succession // *Oikos*. V. 58. № 1. P. 3–15.
- Volk T., 1998. *Gaia's body: Towards a physiology of Earth*. N.Y.: Copernicus. 269 p.
- Wimpenny J., 2000. An overview of biofilms as functional communities // *Community structure and cooperation in biofilms / Eds Alison D.G., Gilbert P., Lappin-Scott H.M., Wilson M.* Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 1–24.
- Wu J., Loucks O.L., 1995. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology // *Quart. Rev. Biol.* V. 70. № 4. P. 439–466.

The Development of Evolutionary Approach as an Explanatory Basis for Ecology

A. M. Ghilarov

*Dept. of General Ecology, Biological Faculty of Lomonosov Moscow State University
Moscow, 119899*

e-mail: alexei@ghilarov.bio.msu.su

Although the connection of ecology with evolutionary idea and specifically with Darwinism was proclaimed for a long time it seems that Herbert Spencer's approach with its emphasize on natural equilibrium was much more often used as its real theoretical base. Elements of Darwinian approach appeared only in 1920–30s in works of those few researchers who studying the distribution and population dynamics of different species tried to understand general mechanisms providing their continuing existence. Later, in the middle of 1950s the first attempts were undertaken to consider the population life history (primarily the age specific schedule of death and reproduction) as a result of natural selection aimed to maintain the necessary level of fitness. A special attention in these studies that burgeoned in 1980–90s was paid to looking for various trade-offs between particular parameters of life history, e.g., between the survival of juveniles and fecundity of adults. The problem of life history optimization became central for the whole branch of science named "evolutionary ecology". Though traditionally this branch is connected with Darwinism, it is rooted rather in Spencer's ideas on moving equilibrium and deals more with static than dynamic. Disproportionately less attention was paid to the evolution of communities since these formations could be hardly interpreted as units of Darwinian selection. Moreover, the ecologists dealing with biosphere as a unified biogeochemical system began insist on "nondarwinian" nature of its evolution. The author considers this opinion as not sufficiently grounded. Darwin's ideas about unavoidable exponential growth, intrinsic for any population, consequent deficiency of resources, and differential survival and reproduction of individuals are still useful while studying the evolution of living organisms (phylogenetics) or the development of biosphere as a global ecosystem.