

## ОТБОР ПО ПРИЗНАКУ

*Краб из Плимутской бухты. Цвет бабочки и промышленная революция. Запрограммированные случайности в фенотипе. Легенда о скромном хищнике. Парадокс выгоды. Решающий эксперимент по внедрению. Три типа устойчивости и оптимальности. Смысл “пользы”. Альтруизм и динамика меток “свой - чужой”. Проблема пола. Таинственные законы корреляции. Модели и реальность.*

Дарвиновская теория эволюции исходила во многом из аналогии между процессами, происходящими в природе, и селекцией домашних животных и растений. Селекционер был заменен условиями обитания - от них зависят скорости успешного размножения (эта краткая формулировка, конечно, неполна, так как живые существа меняют среду обитания и сами составляют ее важный элемент). Не так просто заметить связанные с этим явления в природе - они обычно протекают медленно. Но человек все чаще вторгается в окружающую среду. В худшем случае это приводит к исчезновению многих ее обитателей, а иногда - к их заметному изменению. Говорят, что живые существа, видоизменяясь, приспособляются к новым условиям.

Термин “приспособление” метафоричен и неточен. Он был бы более уместен в том случае, когда изменения происходили бы целенаправленно и сознательно. В действительности же наиболее важен такой механизм: одним обитателям становится существенно хуже, другим - не настолько (или даже лучше), и эти последние вытесняют прежних жителей, даже если вначале, до изменения в среде, были в меньшинстве. Называя этот процесс отбора приспособлением, мы как бы смешиваем его с другими - индивидуальной *адаптацией* и *модификацией* индивидуального развития. При изменении условий все организмы так или иначе меняются - адаптируются. Это происходит довольно быстро, но в сравнительно узких пределах. Более широкий диапазон изменений дает модификация индивидуального развития. В новых условиях развитие идет хоть немного, да по-другому. Для проявления таких модификаций требуется уже смена нескольких поколений, хотя бы одного-двух. Эти изменения обычно обратимы и захватывают сразу значительную часть особей. Не вытеснение одних другими за счет изменений в коэффициенте размножения, а просто изменение многих - в этом отличие от эволюции путем отбора наследуемых вариаций. Он действует медленнее всех индивидуальных приспособлений и модификаций, но зато может приводить к “приспособлениям”, намного сильнее уклоняющимся от первоначальных свойств.

Указанные “приспособления” поставляют много материала для изучения эволюционных изменений. Один из примеров был описан английским зоологом В. Уэлдоном. Наше изложение следует вступительной статье К. А. Тимирязева к книге Ч. Дарвина [38].

В. Уэлдон изучал мелкого краба, водящегося в Плимутской бухте. Там был построен большой мол. Перегораживающий вход в бухту. После этого в фауне бухты обнаружилось изменения. В. Уэлдон измерял в числе прочих показателей ширину лобной части головогруды краба (человек, видевший краба, поймет, почему говорится “говогрудь”, а не отдельно голова и грудь). Он заметил, что ширина эта год от года уменьшается. Связав это с постройкой мола, он предположил, что все дело в мутной воде, и провел опыты в аквариумах с водой разной чистоты. Как и следовало ожидать, в мутной воде смертность крабов была выше, причем широколобые крабы были более чувствительны к чистоте воды.

Итак, постройка мола вызвала замутнение воды, замутнение повысило смертность крабов, но по-разному: для широколобых сильно, для узколобых - послабее. В. Уэлдон пошел дальше и нашел физиологическую причину таких различий - у широколобых крабов хуже обеспечена фильтрация воды от ила и жабры загрязняются сильнее.

На резонный вопрос, почему же, если узколобые крабы такие “хорошие”, они не вытеснили широколобых раньше, можно дать такой ответ: в нормальных условиях широколобые имели какие-то свои преимущества, а катастрофическое для них положение, создавшееся после постройки мола, свело эти преимущества на нет.

А вот следующий вопрос не так прост: откуда взялись узколобые крабы? Если они были до постройки мола, то почему их не вытеснили окончательно имевшие тогда преимущество широколобые? А если их не было, то как они возникли? Заданный вопрос об изменчивости - один из центральных в теории эволюции. Мы займемся им отдельно, а пока лишь отметим, что можно объяснить возникновение узколобых крабов без привлечения гипотезы о специальном механизме целесообразного реагирования на изменение среды.

Одна из самых знаменитых бабочек - скромная березовая пяденица. Она встречается в учебниках и монографиях чаще, чем красавец махаон. Обычная ее окраска - белая с серыми пятнышками. Днем она сидит, раскинув крылья, на стволе дерева, а активна ночью. Днем сидящих бабочек охотно поедают птицы, если, конечно, найдут - стволы обычно покрыты лишайниками тоже белыми с серыми пятнышками. Не так-то легко обнаружить на этом фоне березовую пяденицу.

Но промышленная революция привела к загрязнению воздуха и гибели лишайников. Стволы потемнели. И вот, около ста лет назад в Англии начали находить другую форму березовой пяденицы с серо-

черными крыльями. С годами эта редкая вначале форма становилась все более многочисленной.

Эксперимент показал, что если в загрязненном лесу выпустить одинаковое число светло- и темно-окрашенных бабочек, то птицы будут съедать светлых в два-три раза чаще [94, с. 47]. Результат может показаться заранее очевидным, но как ни странно, дискуссия о роли защитной окраски у насекомых проходила в свое время настолько бурно, что эксперимент был необходим.

На примере спора о приспособительном значении окраски можно убедиться в том, что количественный язык необходим в биологии. Некоторые ученые отрицали пользу, приносимую защитной окраской ее обладателю, на том основании, что едят и тех и других, и хорошо, и плохо замаскированных. Но никто не утверждал, что защитная окраска гарантирует бессмертие. Важно количественное соотношение.

Проиллюстрируем это простой оценкой. Рассмотрим две разновидности бабочек, одинаковые во всех отношениях, кроме окраски. Будем называть их бабочка А и бабочка Б. Пусть из 100 бабочек А птицы за год съедают 50, из 100 бабочек Б - 49, а вероятности гибели бабочек А и Б от других причин одинаковы. Если в начальный момент числа бабочек А и Б равны, то через год их отношению (Б/А) будет в среднем  $51/50$ , через два года -  $(51/50)^2$ , через  $n$  лет -  $(51/50)^n$ .

В школьном курсе мельком встречается замечательное число  $e \approx 2,718$ . Оно определяется как предел при  $n$ , стремящемся к бесконечности, выражения  $\left(1 + \frac{1}{n}\right)^n$ . При  $n = 50$  это выражение очень близко к  $e$ , поэтому через 50 лет отношение численности наших бабочек (Б/А) будет

$$\left(\frac{50}{51}\right)^{50} = \left(1 + \frac{1}{50}\right)^{50} \approx e.$$

Мы видим, что даже столь ничтожное, казалось бы, отличие (здесь  $1/50$ ) может за обозримое время 50 поколений привести к заметным последствиям, изменению отношения численностей почти в три раза, а через сто лет - в  $e^2 \approx 7,3$  раза и далее в геометрической прогрессии: каждые пятьдесят лет - в  $e$  раз.

Полезный способ оценки: если относительное преимущество в коэффициенте размножения около  $1/n$ , то *через  $n$  поколений* отношение численностей изменится примерно в  $e$  раз. Подчеркнем, что это просто оценка, в реальности сплетается много разных причин успешного выживания и воспроизводства.

Повторим для березовой пяденицы тот же вопрос, что и для крабов: откуда взялась темная форма? Почему она вытесняет светлую, понятно, но как же объяснить ее появление? А если она в малых количествах была и раньше, то как же она выжила на светлых стволах?

Приведенные в начале главы примеры приспособления к изменившимся условиям допускают в первом приближении такое описание. Особи (крабы, бабочки) отличаются по какому-то одному признаку (ширине головогруды, окраске). Эти различия передаются по наследству. Успех в выживании и оставлении потомства зависит от них. Выразив эту зависимость количественно, можно предсказать, как будет меняться соотношение между численностями носителей различных вариантов признака.

Такая модель - резкое упрощение изложенной в предыдущей главе. Рассматривается не биосфера, а одна популяция или, в крайнем случае, небольшое число взаимодействующих популяций. Пространство  $X$  - совокупность возможных вариантов (значений) признака. Обычно  $X$  или конечно, или (для непрерывных признаков) представляет собой отрезок прямой. Отличия по другим признакам предполагаются несущественными. Для полового размножения надо еще указать вероятности скрещивания носителей разных вариантов признака и расщепление признака и потомства (описать генетику признака). В первом приближении, однако, эффекты полового размножения часто не учитываются. Мы тоже так поступили при оценке роли покровительственной окраски.

По отношению к реальности такие модели стоят заведомо не выше пятого типа (эвристическая модель без количественного подтверждения). Их достоинство - простота анализа. Иногда они все же хорошо согласуются с реальностью и, тем самым, переходят в четвертый тип ("опустим для ясности некоторые детали").

Не станем приписывать существ, эволюцию которых мы будем изучать, к какому-нибудь биологическому виду. Отнесем их к царству матамазавров, хотя некоторые интересные черты реальности их эволюция все же моделирует.

Первая модель предназначена для понимания преднамеренных случайностей в фенотипе как приспособления к случайной среде. Она откровенно относится к восьмому типу - демонстрация возможности.

Рассмотрим организм, который может находиться только в двух существенно различающихся состояниях - защищенном и незащищенном. Пусть состояния среды тоже могут быть только двух разных типов - агрессивного и нормального. Предположим также, что по прошествии некоторого фиксированного отрезка времени (примем его за единицу измерения) состояние среды случайно меняется. Пусть (упрощать так

упрощать) новое состояние никак не зависит от предыдущего, вероятность появления нормального состояния -  $p$ , а агрессивного -  $q = 1 - p$ .

Замечание для читателя, не знающего, что такое вероятность: сказанное означает, что из большой последовательности случаев обычно в  $p$ -й части появится нормальное состояние, а в  $q$ -й - агрессивное; если  $p = q = 1/2$ , то это можно понять так: каждый раз бросается монетка, орел - нормальное состояние, решка - агрессивное. Всегда  $0 \leq p \leq 1, 0 \leq q \leq 1$ . есть много элементарных руководств по теории вероятностей. Из них рекомендуем книжку [33].

Опишем взаимоотношения организма со средой. Если незащищенный организм попадает в агрессивную среду, то он погибает. Если защищенный организм попадает в агрессивную среду, то он переживает это без всякого ущерба, но не размножается. Если незащищенный организм попадает в нормальную среду, то он размножается и за единицу времени вместо одного такого организма получаем  $n$ . Если защищенный организм попадает в нормальную среду, то он переходит в незащищенное состояние и размножается, однако смена состояния требует ресурсов и времени, поэтому в результате размножения из одного организма за выделенный период времени получаем  $m, m < n$ . все организмы рождаются незащищенными. Обратным влиянием организмов на среду пренебрегаем. Описанные взаимоотношения организма и среды могут быть наглядно представлены таблицей.

<i>Среда</i>	<i>Организм</i>	
	<i>незащищенный</i>	<i>защищенный</i>
<i>агрессивная</i>	$0$	$1$
<i>нормальная</i>	$n$	$m$

Пусть организмы отличаются друг от друга по одному наследуемому признаку. Он состоит в наличии “датчика случайных чисел”: по окончании единичного времени, в течение которого среда была нормальной, перед случайной сменой состояния организм с вероятностью  $x$  переходит в защищенное состояние, а с вероятностью  $y = 1 - x$  остается в незащищенном. Число  $x$  - наследуемый признак. Изучается отбор по этому признаку.

Нужно еще добавить, что в период нормального состояния среды действуют факторы смертности, не зависящие от состояния организма. Они меняют соотношения численностей организмов, отличающихся по указанному признаку, но поддерживают полную численность в некоторых пределах. Поскольку нас будет интересовать именно соотношение

численностей носителей различных значений  $x$ , эти факторы явно в рассмотрение вводить не будем.

Пусть нам уже задана свершившаяся история - последовательность состояний среды за довольно большое время. Пусть в этой последовательности “все, как положено” -  $p$ -я часть состояний нормальна,  $q$ -я агрессивна; за нормальным состоянием в  $p$ -й части случаев следует нормальное, а в  $q$ -й - агрессивное. Такие последовательности наиболее вероятны. Здесь выражение “в  $p$ -й части” надо понимать с добавлением “достаточно точно”. Отметим, что в случайных последовательностях могут появляться очень длинные конечные отрезки, где все далеко не “как положено”, например, 100 решек подряд при бросании монеты. Однако, чем длиннее последовательности решек, тем меньше вероятность такого отклонения. Пусть для определенности первое состояние - нормальное. Примем еще, что особей очень много, так что вместо вероятностей можно говорить о частотах, долях.

Будем сравнивать между собой несколько различных значений  $x$ . Пусть к концу первого периода имелось  $N(x)$  особей, для которых  $x$  - вероятность перейти в защищенное состояние (значение признака). Сколько их будет к концу ближайшего периода с нормальным состоянием среды? Если этот ближайший период - следующий, то получим такую картину:  $xN(x)$  особей перейдет в защищенное состояние,  $(1-x)N(x)$  останется в незащищенном: первые дадут к концу следующего периода  $mxN(x)$  потомков, вторые -  $n(1-x)N(x)$ , а всего  $[mx + n(1-x)]N(x)$ . Если же между первым периодом и ближайшим к нему с нормальным состоянием среды будут периоды с агрессивным состоянием (неважно, один или несколько), то число потомков к концу этого ближайшего периода будет другим:  $xN(x)$  особей перейдут в защищенное состояние, остальные погибнут, и в итоге получим  $mxN(x)$  потомков.

Пусть в рассматриваемой последовательности есть  $M + 1$  нормальное состояние среды. Выясним, сколько особей со значением признака  $x$  будет к концу последнего такого состояния. Для этого нужно  $pt$  раз умножить  $N(x)$  на  $[mx + n(1-x)]$  и  $qM$  раз - на  $mx$ . Итак, получаем, что к концу последнего нормального состояния число тех особей, для которых вероятность перехода в защищенное состояние  $x$ , будет равно

$$[mx + n(1-x)]^{pm} (mx)^{qM} N(x) = \left[ (n - (n-t)x)^p (mx)^q \right]^M N(x).$$

Таким образом оказывается, что число носителей значения признака  $x$  изменяется примерно в геометрической прогрессии со знаменателем  $(n - (n-t)x)^p \times (mx)^q$ .

Учет факторов смертности, не зависящих от  $x$ , приведет к тому, что в геометрической прогрессии будет меняться не число носителей значения

$x$ , а их отношение для двух разных  $x$ . Все равно, со временем в указанных предположениях сохраняются только носители того значения  $x$ , для которых знаменатель максимален. Найдем это значение. Нуль производной знаменателя по  $x$  отыскивается мгновенно:  $x = qn / (n - m)$  (упражнение!). но  $x$  по смыслу не может быть больше 1. Поэтому после дополнительной проверки получаем ответ для точки максимума знаменателя:

$$\text{если } \frac{qn}{n - m} \leq 1, \text{ то } x = \frac{qn}{n - m};$$

$$\text{если } \frac{qn}{n - m} \geq 1, \text{ то } x = 1.$$

Итак, в случайной среде особи со встроенным “датчиком случайных чисел” могут получать преимущества в темпе успешного размножения и, тем самым, вытеснять всех остальных.

С другой стороны, не всегда случайность среды автоматически приводит к полезности случайного изменения фенотипа. В приведенной простейшей модели, если  $qn \geq n - m$ , то выгодно всем особям переходить в защищенную форму. Напомним, что  $q$  - вероятность появления агрессивного состояния среды,  $n$  - число потомков незащищенной особи в нормальной среде,  $m$  - число потомков защищенной особи в нормальной среде. Оптимальное значение  $x$  растет при увеличении  $q$  (вероятности агрессивного состояния среды),  $m$  (числа потомков, даваемого защищенной особью после попадания в нормальную среду) и убывает с ростом  $n$  (числа потомков незащищенной особи в нормальной среде),  $n > m$ . Если бы выполнялось обратное неравенство  $m > n$ , тогда было бы выгодно всем и всегда переходить в защищенное состояние. (Снова “выгода”! Трудно избежать этого слова, но здесь смысл кажется ясным.)

Итак, модель восьмого типа. На ней, однако, можно продемонстрировать ходы, характерные для рассматриваемого класса моделей “отбор по признаку”:

1. Каждому значению наследуемого признака сопоставляется геометрическая прогрессия роста. Знаменатель этой прогрессии - “мальтузианский параметр” зависит от среды и значения признака. Он считается мерой оптимальности по принципу: у кого он больше, тот всех вытеснит.
2. Среда рассматривается как нечто внешнее и заданное, не зависящее от организмов. Никакой экологии.
3. Никакой генетики. Носители различных значений признака рассматриваются так, как будто они размножаются отдельно, не скрещиваясь. (Это важное следствие первого упрощения.)

Частичным основанием для 1, 2 может служить представление о разделении факторов. Рассматривается отношение численности организмов, несущих значение признака  $x$  через шаг времени, к исходной их численности. Предполагается, что это отношение с достаточной точностью можно представить произведением:

$$\frac{N'(x)}{N(x)} = k(x,s)q(\dots).$$

Здесь  $N(x)$  - начальное значение численности,  $N'(x)$  - численность носителей  $x$  через шаг времени,  $s$  - состояние среды,  $k$  зависит только от значения признака  $x$  и от состояния среды,  $q$  зависит от чего угодно (в частности - от всех численностей) с одним ограничением: во все отношения  $N' / N$  (при всех значениях  $x$ ) при данных состоянии среды и распределении численностей должно войти только одно число  $q$ :  $q$  не зависит от  $x$ .

Числа  $k(x,s)$  участвуют в модели, числа  $q$  - в обосновании (для очистки совести). С их помощью можно вроде бы учесть много факторов, зависящих от состояния среды и всех численностей  $N(x)$ , но не влияющих на отбор. Не влияющих, так как они для всех  $x$  одинаковы и при сравнении численностей для разных значений признака  $x$  и  $y$  получим

$$\frac{N'(x)}{N'(y)} = \frac{k(x,s)}{k(y,s)},$$

число  $q$  сократилось. Поэтому доля носителей признака будет определяться исключительно числами  $k$ .

Экология может частично учитываться с помощью  $q$ . Таким образом, экологии не то, чтобы нет. Предполагается, что отбор и экология “разделились”. Подчеркнем, что под экологией мы подразумеваем не просто зависимость организма от среды - такая зависимость явно входит в мальтузианский параметр  $k$ , а их взаимную зависимость.

Подробный разговор о генетике ждет нас впереди.

Теперь - одно формальное упрощение, которое было спрятано в наших рассуждениях. Оно не относится по своему существу к эволюционной тематике, но сыграло и играет большую роль в статистической физике. Поэтому скажем несколько фраз о нем.

Рассматривая существование в случайной среде, мы выбрали последовательность состояний с наиболее вероятными характеристиками. Исходными были те же соображения, что и при бросании монеты: наиболее вероятно, что орлов и решек было поровну - в среднем-то их поровну. Итак: переход от среднего к наиболее вероятному. Разбиралось существование организмов и отбор для последовательностей с



выбранными характеристиками. Отсюда был получен вывод: в среднем наиболее успешно размножаются и выживают носители такого-то значения признака. Рассуждения “в среднем” требуют, однако, совсем другого. Для каждого  $x$  нужно рассмотреть все возможные последовательности агрессивных и нормальных состояний среды данной длины и найти, сколько в среднем особей придется на одну начальную после такой последовательности. Результаты потом надо усреднить по всем последовательностям: взять найденные величины, умножить на вероятности последовательностей и сложить. Результат получится другой. В приведенном примере его нетрудно точно вычислить, однако ответ будет более громоздким.

Итак, два приема упрощения: среднее значение заменяется наиболее вероятным и среднее значение функции заменяется функцией от среднего значения. Эти приемы могут давать заметные ошибки, но в качестве первого приближения бывают полезны. Совсем простым аналогом может служить известное несоответствие в общем случае средней скорости со средним арифметическим скоростей на отрезках пути.

Насколько часто генетически запрограммированные случайности встречаются в природе? Существуют различные мнения. Так, Ф. Н. Семевский и С. М. Семенов полагают [90], что распространенное явление - диапауза (задержка развития у части особей) - во многом связано с этим эффектом.

Пример диапаузы: у растений одновременно созревшие семена могут прорасти не все сразу, а со сдвигом на год и более; у некоторых насекомых, проходящих различные фазы развития, часть особей задерживается в отдельных фазах. Это может рассматриваться как приспособление к случайностям в изменении среды со временем. Каким будет следующий год заранее неизвестно, поэтому может быть выгодно (ведет к увеличению коэффициента размножения) по-разному распределить свое потомство, чтобы оно развивалось несинхронно.

Кроме гипотетической случайности запрограммированной, внутренней, существует много случайностей внешних. Условия различны не только в разное время, но и в разных местах, неравномерно расселение многих видов и многое другое. Все это тоже может менять сроки развития. Поэтому дискуссия об основных причинах диапаузы закончится не скоро.

Не раз и не два приходилось нам слышать и читать истории о скромных хищниках. Суть их сводится к тому, что хищник пытается ограничить свое потребление, предпочитает питаться большими особями, не трогает беременных самок и молодняк жертв, может закусывать собственными детьми и т.п. и все это для того, чтобы, не дай бог, не подорвать популяцию жертвы - ведь в этом случае целиком погибнет и популяция хищника. На первый взгляд правдоподобно: умеренность

выгодна, а неумеренность пагубна. Но понятие “выгода” сильно связано с человеческим пониманием этого слова, с умением предвидеть дальнейшие последствия поступков. (Человек, кстати, по отношению к природе часто ведет себя далеко не как скромный хищник, а намного менее выгодным образом).

Проведем мысленный эксперимент. Представим себе территорию, где скромно охотятся скромные хищники. Вдруг появляется “суперхищник”, который не ограничивает охоту, интенсивно размножается, в общем - увеличивает на первых порах свой коэффициент размножения. Скромный хищник отстает в размножении, доля суперхищника увеличивается, поэтому можно сказать, что стратегия суперхищничества выгодна. Однако со временем, вытеснив окончательно скромных хищников и основательно расплодившись, суперхищник может уничтожить всех жертв и вымереть сам. А это выгодно.

Итак, одно и то же поведение может быть и выгодно и невыгодно: свободное использование представлений о выгоде приводит к парадоксам.

Существуют различия между проявившимися в мысленном эксперименте выгодами скромного хищничества и суперхищничества. Суперхищник легко внедряется и вытесняет скромного хищника. Последний может длительно процветать (если не будет внедряться суперхищник). Увы, выгоды суперхищничества сказываются быстрее его недостатков: сначала внедряется, вытесняет скромного, а лишь потом гибнет. Ведущая к процветанию выгода скромности не защищена от внедрения.

Три важных свойства, совершенно различных по динамическим последствиям, склеились в рассмотренной ситуации под одним именем “выгода”.

1. Устойчивое существование в отсутствие внедрения каких-либо разновидностей. Этим свойством обладает скромный хищник.
2. Устойчивость к внедрению новых разновидностей. Ею скромный хищник не обладает.
3. Способность внедряться, присущая суперхищнику.

Не сказано, обладает ли суперхищник первыми двумя свойствами, а скромный хищник - третьим. Это не случайно - сможет ли суперхищник устойчиво существовать, зависит от других персонажей - жертв. Если сможет, тогда имеет смысл говорить для него об устойчивости к внедрению, а без этого нельзя: о каком внедрении к суперхищнику может идти речь, когда не обеспечено его длительное существование? Если он все же обладает первым свойством, тогда наверняка будет устойчив к внедрению скромного хищника, а тот, соответственно, будет неспособен внедряться.

Чтобы длительно существовать в данных условиях, нужно обладать первыми двумя свойствами, а чтобы в них возникнуть - еще и третьим.

Первое свойство часто называют *внутренней устойчивостью*, второе - *внешней*. Но что устойчиво? Станный вроде бы вопрос. Ведь сказано: хищники одной разновидности, живущие в одном месте, короче - популяция хищников. Мы представляли себе такую ситуацию: есть хищники и жертвы, численность которых зависит в первую очередь от охоты хищников, все остальное - условия, которые ни от чего не зависят. Это слишком грубое приближение, и целесообразно перейти к единицам другого уровня.

В предыдущей главе не раз говорилось, что динамика мира живого не может считаться автономной и даже хорошо обособляемой (с выделением воздействий на нее). Лучше выделяются из окружения биосфера и биосферные единицы - биогеоценозы. Используем результаты проведенного мысленного эксперимента для определения трех типов *устойчивости биогеоценозов*.

**Внутренняя устойчивость.** Рассматривается идеализированная ситуация, когда нет никакого притока живых существ в рассматриваемый биогеоценоз извне и новые разновидности (“вариации”) не проявляются также и внутри биогеоценоза. “Номенклатура” живых существ предполагается тем самым фиксированной. Возмутим слегка состояние биогеоценоза, изменив численность входящих в него живых существ или воздействуя на косные элементы. В ответ на такое возмущение будет получен динамический отклик - состояние биогеоценоза будет как-то меняться и далее. Пусть оно все же будет оставаться вблизи начального (невозмущенного) при всех достаточно малых возмущениях. Скажем тогда, что биогеоценоз в этом состоянии обладает *внутренней устойчивостью*.

**Внешняя устойчивость.** Всякий биогеоценоз существует на некотором фоне иммиграции - притока живых существ извне - и внутренней изменчивости. Новые живые существа появляются в малых количествах и либо внедряются, размножаясь до заметной численности, либо не могут внедриться - тогда их численность определяется темпами иммиграции или изменчивости. Если никакая разновидность живых существ из фона не может внедриться и тем самым изменить состояние биогеоценоза, то скажем, что он обладает *внешней устойчивостью*.

Обсуждать внешнюю устойчивость биогеоценоза имеет смысл только тогда, когда он обладает внутренней. Иначе он просто не просуществует достаточно долго для осуществления экспериментов по внедрению и изменится сам по себе.

В определении внутренней устойчивости присутствует такая идеализация: биогеоценоз, очищенный от всех процессов изменчивости и

иммиграции. Для определения внешней устойчивости добавлена еще одна идеализация: фон изменчивости и иммиграции, представленный своей номенклатурой. Каждому биогеоценозу сопоставляются эти два идеализированных объекта, а внешняя устойчивость определяется как особое соотношение между ними.

Предлагается процедура проверки внешней устойчивости, имеющая вполне операциональную форму: следует проводить *эксперименты по внедрению* организмов из фона в биогеоценоз, освобожденный от наследственной изменчивости и иммиграции. Фон представлен номенклатурой, которая может быть как дискретной (список наименований), так и непрерывной (шкалы непрерывных признаков). Положение в номенклатуре предполагается наследуемым - дети относятся примерно в ту же клеточку (точку), что и родители. Эксперимент по внедрению состоит в том, что берется группа особей, принадлежащих одной клеточке (точке) из номенклатуры фона и помещается в биогеоценоз (освобожденный от процессов изменчивости и иммиграции). Умножит она свою численность и заметно повлияет на биогеоценоз - нет устойчивости. Вымрет, не увеличивая заметно своей численности, - надо брать другую группу и т. д. Не размножится ни одна - есть устойчивость.

Число особей во внедряемых группах должно быть достаточным для размножения, но все же *малым*<sup>1</sup> - так, чтобы на первых порах они мало меняли состояние биогеоценоза и обратным влиянием (рикошетом) этих изменений на выживание и размножение внедренной группы можно было бы поначалу пренебречь. Пусть это выполнено, тогда размножение внедренной группы будет сначала происходить в геометрической прогрессии. Это позволяет количественно сформулировать условие внешней устойчивости.

Если знаменатель прогрессии - среднее число выживших потомков от одного предка за поколение (коэффициент размножения, он же - мальтузианский параметр) - больше единицы, то происходит нарастание численности внедренной группы. Рост может остановиться только тогда, когда воздействие размножившейся группы на биогеоценоз станет велико и состояние его изменится настолько, что обратное влияние (рикошет) будет существенным. В этом случае внешней устойчивости нет. Если знаменатель прогрессии меньше единицы, то внедренная группа просто вымирает, не оказав заметного воздействия. Получив такой результат для всех возможных групп, взятых из фона (и не представленных в биогеоценозе), можно сказать, что внешняя устойчивость есть.

Любому внутренне устойчивому состоянию биогеоценоза соответствует функция на номенклатуре изменчивости, сопоставляющая

---

<sup>1</sup> Именно благодаря этой малости можно пренебрегать *взаимным* влиянием нескольких внедряемых групп и рассматривать их внедрение только по одной.

каждой ее клеточке (точке) коэффициент размножения соответствующей малой группы, внедренной в биогеоценоз. Удобно включить в номенклатуру изменчивости клеточки (точки) для тех живых существ, которые представлены в биогеоценозе. Этим клеточкам (точкам) соответствует единичный коэффициент размножения - ведь соответствующие живые существа длительно присутствуют в биогеоценозе (с исключенной иммиграцией и изменчивостью), не вымирая и не устремляя свою численность к бесконечности. Как уже говорилось при изучении внешней устойчивости предполагается, что биогеоценоз внутренне устойчив.

Условия внешней устойчивости можно сформулировать в форме *принципа оптимальности*. Обозначим  $X$  множество клеточек (точек) номенклатуры изменчивости, маленькими  $x$  будем обозначать его точки,  $f(x)$  коэффициент размножения для данного  $x$ . Состояние биогеоценоза предполагается заданным.

Необходимое условие внешней устойчивости: для всех  $x$  из  $X$  выполнено неравенство  $f(x) \leq 1$  (именно меньше или равно: где-то меньше, а где-то равно; в частности, равно для тех  $x$ , которые соответствуют живым существам, представленным в биогеоценозе).

Достаточное условие внешней устойчивости: для всех  $x$  из  $X$  выполнено неравенство  $f(x) \leq 1$ ; равенство  $f(x) = 1$  имеет место *только* для тех  $x$ , которые соответствуют живым существам, представленным в биогеоценозе.

Типичная ситуация “отбора по признаку”: те же геометрические прогрессии, простой мальтузианский параметр - коэффициент размножения и другое, только  $X$  может быть устроено сложнее. В первой главе мы говорили о необходимо возникающей нелинейности, как о проблеме. Здесь удалось ее обойти за счет специально сконструированной ситуации - эксперимента по внедрению малых групп.

Принцип оптимальности - принцип максимума коэффициента размножения. В устойчивом биогеоценозе представлены только те живые существа, для которых коэффициент размножения достигает максимального значения, а это значение - единица. Это - не простой принцип оптимальности. Само состояние биогеоценоза определяет коэффициенты размножения для внедряемых групп. От тех живых существ, что в нем присутствуют, зависит функция, точки максимума которой соответствуют этим живым существам. И еще: не простая оптимальность, а совместимая, стоит заменить какую-нибудь разновидность живых существ, и оптимальность других нарушится. Для описания этого эффекта придуман специальный термин - *сооптимальность*.

Образ великого экспериментатора - Природы, постоянно проводящего эксперименты по внедрению и отбрасывающего все неустойчивое, очень убедителен. Английская шутка: GOD - Generator of Diversity (бог расшифровывается по буквам как генератор разнообразия) [71, с. 58]. Существуют даже попытки включить внешнюю устойчивость в определение биогеоценоза [90]. Это рискованно.

Возможна такая ситуация. Складывается биогеоценоз. Входящие в него живые существа изменяют среду своего обитания и создают благоприятные условия для внедрения других. Те в свою очередь меняют среду и создают условия для внедрения третьих и т. Д. Этот процесс может стремиться к неподвижному состоянию (оно называется *терминальным* или *климаксным*), а может и безостановочно продолжаться. Тогда точки максимума коэффициента размножения  $f(x)$  безостановочно перемещаются по множеству  $X$ . Темп перемещения пропорционален интенсивности иммиграции и изменчивости. Обнаружив этот эффект на моделях в 1978 году, мы назвали его *эффектом дрейфа*. Получены уравнения, описывающие дрейф в расположении малой изменчивости (см. [35]). Не существует принципиального запрета на такое перемещение. Более того, с малой скоростью оно, скорее всего, происходит весьма часто. А в этом случае нет внешней устойчивости состояний. Возможен выход - исследовать устойчивость не состояний, а траекторий. Переход для математической теории устойчивости стандартный, но это ответвление может завести нас слишком далеко.

Строго говоря, рассмотрение траекторий, а не стационарных состояний необходимо всегда: сезонные колебания, изменения погоды и др. приводят к очевидной нестационарности. Выход известен - *усреднение по времени*. Тогда принцип максимума коэффициента размножения заменяется на принцип максимума среднего (по прошлому, например) коэффициента размножения.

*Устойчивая реализуемость*. Существуют два пути определения этой устойчивости. Оба опираются на одну идею: заменить живые существа в биоценозе на близкие из фона и посмотреть, вернется ли он к прежнему составу - произойдут ли обратные замены. Заместители берутся из фона примерно в тех же количествах, в каких существовали исходные существа. Кроме возвращения к исходному составу важно также, чтобы отклонения “по дороге” были не слишком велики. Фон изменчивости и иммиграции присутствует теперь не только в виде номенклатуры, но и непосредственно представляет материал для перестройки. Процессы иммиграции и изменчивость вновь включены в реальное время.

Первый путь основывается сразу на представлении о “близких формах”. На множестве клеточек и точек номенклатуры изменчивости и иммиграции вводится *мера близости*, например, расстояние. Эксперимент

по проверке устойчивости состоит в том, что всех особей биогеоценоза заменяют на близких, как бы одним махом переводя из одних клеточек (точек) в другие.

Второй путь исходит из представления о той же по сути замене, но как о результате “естественного” процесса. Пусть несколько изменились внешние условия, и некоторые варианты организмов их фона внедрились в биогеоценоз, а часть ранее присутствовавших ушла в фон. Восстановим условия и последим за изменениями системы: восстановится прежнее состояние, будут ли сильны отклонения по дороге к нему?

Если в рассматриваемых случаях возврат к прежнему состоянию всегда происходит и отклонения по дороге не слишком велики, то имеет место *устойчивая реализуемость*.

Основанием для введения устойчивой реализуемости служит представление о том, что биогеоценозы не являются “райскими садами”, сотворенными из ничего. Напротив, они получены из других, живые существа постоянно замещались. Существование и устойчивость процессов замещения, ведущих в данных условиях к рассматриваемому состоянию биогеоценоза - вот сущность понятия “устойчивая реализуемость”.

Часто приходится слышать, читать и писать о том, что теория эволюции объясняет целесообразность живых существ. Да, она дает возможность говорить о целях и о выгодах там, где действуют естественные процессы. Важное основание для этого - возникающие принципы оптимальности, в первую очередь тот, который был сформулирован в условиях внешней устойчивости. Он опирается на рассмотрение эксперимента по внедрению. Чтобы попасть в летопись живых существ, нужно внедриться. Чтобы существовать достаточно долго, нужно быть защищенным от внедрения конкурентов.

Идея устойчивости к внедрению имеет близкие аналогии в физике: “Слово “неустойчивый” применяется в термодинамике не совсем в таком смысле, как в механике. Предположим, что у нас есть пересыщенный раствор. Кристаллизация в нем может вообще не начаться, вещество может быть устойчивым в пределах некоторых изменений состояния. Однако раствор начинает быстро кристаллизоваться при введении в него крошечного кристалла, т. е. раствор может оказаться неустойчивым по отношению к внедрению в него кристаллической фазы. Точно так же перегретая вода может быть устойчивой к разнообразным процессам, но не по отношению к внедрению в нее пузырька пара” (Дж. В. Гиббс [30, с. 551]).

Теория эволюции не только разрешает рассуждать о целях и выгодах. Она еще задает особую рамку для этих рассуждений. Важный элемент этой рамки - эксперимент по внедрению. Нельзя просто разговаривать о

целях и выгодах, не обращаясь к динамическим моделям, не рассматривая мысленно ситуации внедрения и существования. Три типа устойчивости - три смысла пользы, и все три должны присутствовать с детальным указанием на то, какой смысл имеется ввиду в каждом конкретном рассуждении. Иначе начинается движение не в смыслах, а в словах - бессмысленное движение.

Говорят, например, о пользе летальных (смертельных) мутаций для вида. Да появись конкурент без таких мутаций, он бы вытеснил в два счета это регулирующееся летальными чудо-юдо.

А легенда о скромном хищнике? Что защищает его от внедрения суперхищника? Простейший ответ: ничего. Скромность, скорее всего, не стратегия, а отражение физических возможностей.

Хищники и жертвы эволюционируют вместе. Каждый заяц “мечтал” бы быть “суперзайцем”, легко убежать от всех хищников, ничем не болеть. Если бы такой суперзаяц вдруг возник, то ничто бы не помешало его внедрению. Он бы уничтожил ту растительность, которую мог бы съесть и либо вымер бы, либо влачил бы жалкое существование вблизи небольших возобновляемых запасов растений. Каждый волк мечтал бы быть суперволком, увы, с подобными же последствиями после осуществления “мечты”. Нет запретов, делающих возникновение суперволков и суперзайцев невозможным. Кто помогает хищнику стать “супер”? Жертва. А жертве - хищник. Так они вместе и эволюционируют. Кто забежит слишком вперед, тот скорее всего погибнет и, возможно, утащит за собой другого.

Распространена точка зрения: организмы должны непрерывно совершенствоваться, эволюционировать: кто отстал, тот погиб. Ее иногда называют “*гипотезой Черной королевы*” (вспомните “Алису в Зазеркалье”: там Черная королева объясняла Алисе, что оставаться на месте можно только тогда, когда быстро идешь). Однако и тот, кто “забежал вперед”, тоже может погибнуть быстрее, уничтожив отставшую живую часть своей среды обитания.

Оставим эти метафорические разговоры про “вперед - назад” в эволюции и вернемся к скромному хищнику. Не был ли нами нарушен закон презумпции осмысленности, когда мы отбросили идею о скромном хищничестве? Она не соответствует нашей модели? Но мы и не пытались придумать модель для оправдания “скромности”. Нарушена заявленная в первой главе цепочка понимания: обосновывать, объяснять, применять, а потом уже критиковать.

Поступим так. Зафиксируем описанный эксперимент по внедрению как первый и главный способ проверки на выгодность - невыгодность, целесообразность - нецелесообразность - решающий эксперимент. С другой стороны, не будем считать его выводы окончательными и



попробуем представить себе, где полученные результаты могут быть неверны.

Попытаемся дополнить модель. Она проста, но получена не упрощением - мы не имели исходной подробной модели. Но теперь, накладывая модель на реальность, можно пытаться выделить главные моменты несовпадения, главные с точки зрения возможного объяснения скромности. Нам бросаются в глаза три таких момента. Рассматривался один биогеоценоз, одна популяция. В действительности вид существует как система связанных популяций - это первое. Эксперимент по внедрению рассматривался как искусственная ситуация: внедрили группу и смотрим, внедрили другую - и смотрим, а можно характеризовать процесс изменчивости и иммиграции его интенсивностью - это второе. Мы предполагали, что хищники относятся друг к другу безразлично и обращали главное внимание на отношение "хищник - жертва". А многие высшие хищники вступают между собой в территориальные взаимоотношения, образуют тесные группы (стаи, кланы...) со сложной иерархической структурой и т.п. (третье).

Используем первые два замечания для конструирования модели, в которой скромный хищник существует в сети слабо связанных популяций и это существование устойчиво по отношению к редкому внедрению суперхищников в отдельные популяции.

Пусть весь ареал (область) обитания вида разбит на далеко отстоящие друг от друга небольшие местообитания, в которых живут популяции скромных хищников. Предположим, что есть ряд характерных времен, отделенных друг от друга отношением "много больше". Самое большое из них - время появления мутанта - суперхищника. Обозначим его  $T_1$ . Следующее - время переноса генетического материала между популяциями  $T_2$ . Время  $T_2$  много меньше, чем  $T_1$ , поэтому будем предполагать появление суперхищников в двух популяциях на отрезке времени  $T_2$  невероятным. Третье время  $T_3$  требуется возникшему в отдельной популяции суперхищнику на то, чтобы вытеснить скромного хищника, подорвать популяцию жертвы и самому вымереть. Предполагается, что  $T_3$  много меньше, чем  $T_2$ . Это позволяет пренебречь вероятностью переноса суперхищника в другую популяцию - каждый раз он будет вынужден возникать заново. Еще одно предположение: популяция жертвы восстанавливается после разрушений за время порядка  $T_2$ . Итак,  $T_1 \gg T_2 \gg T_3$  (запись  $\gg$  означает "много больше").

В указанных предположениях скромный хищник может существовать очень долго. Временами в отдельных популяциях будет возникать суперхищник, уничтожать их, вымирать, потом эти популяции будут вновь заселяться скромными хищниками.

Внимание! Здесь снова присутствует эксперимент по внедрению и внешняя устойчивость, только в модифицированном виде. Учтена пространственная структура и приняты гипотезы о пространственно-временных особенностях процесса внедрения - он предполагается состоящим из редких и локализованных событий. “Искусственное” экспериментирование заменено “естественным” процессом. Для экспериментирования достаточно было номенклатуры фона, для естественного процесса появляются пространственно-временные характеристики.

Один из немногих внушающих доверие примеров скромного хищничества приводит М. М. Камшилов [51, с. 163-164]. Некоторые морские звезды прекращают питание на один-два месяца, дожидаясь, пока разовьются личинки их жертв. Масса жертв за время перерыва увеличивается в 500 раз и более. Небольшое количество “нескромных” хищников могло бы, питаясь личинками, очень быстро (практически за один сезон) подорвать популяцию жертвы, заодно погибнуть и утащить с собой популяцию скромных хищников. Время  $T_3$  здесь очень мало. А это главное: неравенство  $T_1 \gg T_2$  весьма правдоподобно и без дополнительных предположений (исключение - изолированные острова в океане, перенос генетического материала между которыми для многих видов практически не идет и потому изменчивость опережает этот процесс).

Увы, модель со слабо связанными популяциями не решает в общем случае вопроса о возможности существования скромного хищника без учета такого взаимодействия животных, которое бы пресекало суперхищничество. Модель со слабо связанными популяциями играет на том, что возможны только крайние варианты: скромный хищник и суперхищник. Стоит допустить между ними непрерывный (или хотя бы очень плотный) ряд переходных стратегий, как сразу и в приведенной ситуации окажется, что со временем будет происходить сдвиг от скромного хищничества к суперхищничеству, все популяции будут поставлены на грань вымирания, а потом и вымрут. Поясним это. Пусть все хищники ведут себя “скромно” и есть некоторый запас возможностей слегка увеличить потребление. Тогда слегка “нескромные” хищники, увеличивая свое потребление, выиграют за счет остальных и со временем их потомство составит большинство популяции, хотя сама популяция, быть может, уменьшится. Поэтому для убедительности предпринятой попытки объяснения скромности надо, чтобы уже малый сдвиг в сторону нескромности приводил к быстрому вымиранию и, с другой стороны, давал бы очень мало выгод. Именно так обстоит дело в приведенном примере с морскими звездами.

Можно и дальше усложнять модели, делая их все более искусственными или, наоборот, приближаясь к реальности, но мы не будем этим заниматься. Кажется ясным, что за редким исключением скромный хищник не может существовать, если между хищниками нет достаточно сложной системы взаимоотношений, препятствующей внедрению суперхищника. Мы уделяем так много места проблеме “скромности” не потому, что она очень важна, это не так, а по причине исключительной важности проблем, на которые она нас выводит. Вот и сейчас, заговорив о системе взаимоотношений, поддерживающих скромность, мы подошли к проблеме *альтруизма*.

Когда возникает вопрос о механизмах взаимодействия, поддерживающих такое поведение особей, которое им выгодно с точки зрения каких-нибудь представлений о выгоде, это всегда в той или иной степени вопрос об альтруизме. В философской энциклопедии [107] дается такое определение: “альтруизм (франц. altruisme, от лат. alter - другой) - этич. принцип, заключающийся в бескорыстной заботе о благе ближнего”; противопоставляется эгоизму. Термин “А” введен О. Контом.

Говорить об этических принципах у животных не представляется особенно осмысленным. Но можно ли не назвать самоотверженным поведение птицы, уводящей хищника от гнезда? Как оценить предупреждающие крики, которыми подвергаясь нападению особь оповещает об опасности окружающих, но подвергает тем самым себя большому риску?

Такой “альтруизм” в мире животных вызывает удивление на фоне сложившегося представления об определяющей роли “инстинкта самосохранения”. Если попытаться проанализировать историю этих представлений, то, скорее всего, окажется, что они возникли под влиянием чисто человеческих воззрений на самоценность отдельной личности. Но если верить теории отбора, то важна не особь, а широко понимаемая репродуктивная способность - способность давать в достаточных количествах жизнеспособное и реально выживающее потомство, причем не только в одном поколении, а в их длинной последовательности.

Договоримся называть альтруизмом в биологии то, что кажется таковым на основании чисто человеческих представлений. Такой альтруизм распадается на несколько различных по своим причинам явлений.

*Кажущийся альтруизм* - поведение, которое воспринимается в силу незнания особенностей данного вида, а при детальном рассмотрении оказывается примитивно выгодным для особи. “Весьма привлекательным для ряда исследователей оказался тезис об исключительном “альтруизме” рабочих муравьев, самоотверженно и без всякого вознаграждения денно и

ночно пекущихся о товарищах по гнезду и даже чужих яйцах, личинках, куколках...

“Альтруизм” рабочих муравьев также не выдерживает критики. Все формы ухода муравьев друг за другом и за молодежью базируются на обязательной взаимопомощи как вознаграждении. Кормя личинку, муравей получает от нее капельку насыщенной ферментами пищи” [49, с. 21-22].

Таким образом, альтруизм рабочего муравья оказывается эгоизмом особи. Но тут происходит интересный поворот: согласно теории отбора в особом объяснении нуждается не тот “альтруизм”, благодаря которому гены, принадлежащие особи, успешно размножаются, а как раз эгоизм особи. Муха, отложившая яйца, резко уменьшает свое стремление к самосохранению, и это понятно.

Эгоизм рабочего муравья может быть осмыслен с точки зрения отбора как инструмент для реализации “альтруистических” действий, способствующих успешному размножению его генов. Тут же надо сказать, что этот инструмент иногда подводит - достаточно появиться в муравейнике жучкам-ламехузам, выделяющим особо привлекательные для муравьев вещества, как личинки и куколки забрасываются и все начинают ухаживать за ламехузами.

Второй вид альтруизма - *генетический эгоизм*. Помогая родственникам, особь способствует размножению и выживанию носителей собственной генетической информации. Классический пример - защита потомства. “Одной из лучших иллюстраций альтруизма такого же типа служит поведение вирусоподобной самовоспроизводящейся частицы, называемой *плазмидой*, которая паразитирует в бактериальных клетках. Время от времени одна из плазмид вырабатывает токсин, убивающий бактерию-хозяина и вероятно, саму плазмиду. Когда клетка-хозяин гибнет, токсин высвобождается, но убивает только тех из находящихся поблизости бактерий, которые не содержат плазмид. Бактериальные клетки, содержащие плазмиды, не повреждаются, потому что каждая плаزمида вырабатывает кроме того, иммунопротеин, предохраняющий ее от действия токсина других плазмид. Таким образом, убивая бактерий-конкурентов, ген-самоубийца, продуцирующий токсин, способствует выживанию тех бактерий, которые содержат его генетические копии. Справедливость подобного истолкования подтверждается тем, что плазмиды обычно вырабатывают токсин при перенаселенности и конкуренции в культуре бактерий” [119, с. 199-200]. Разобранный “эгоизм” муравья служит его генетическому эгоизму.

Следующая разновидность альтруизма основана на взаимности: я жертвую чем-то, помогая тебе, твердо рассчитывая на такое же твое поведение по отношению ко мне и моим родственникам. Этот *альтруизм*

так и называют *взаимным*, или, не переводя на русский язык, *реципкорным*.

“Три случая взаимного альтруизма, приведенные Трайверсом (Р. Л. Трайверс - автор концепции взаимного альтруизма - примеч. авт.), - это симбиоз, связанный с чисткой, предупреждающие крики птиц и взаимный альтруизм<sup>2</sup> человека. Выработка альтруистического поведения на основе реципрокного альтруизма требует жесткой системы отбора против “обманщиков” - особей, которые извлекают пользу из действий других, но в ответ при сходных обстоятельствах таких же действий не совершают” [45, с. 340].

Дж. Мейнард Смит [119] приводит более убедительные примеры взаимопомощи у павианов, подтверждающие концепцию взаимного альтруизма. Павианы явно обращаются друг к другу за помощью, причем не к кому попало, а избирательно. Там же Дж. Мейнард Смит отмечает: “Недостаток состоит в том, что в этой ситуации, по-видимому, нет возможности гарантировать себя от обмана. Что мешает самцу А принять помощь, а затем, когда настанет его черед, не оказать ее? Возможное объяснение состоит в том, что стереотипы поведения у павианов складывались в процессе эволюции определенным образом, так что животные оказывают помощь только тем особям, которые в свою очередь помогают им. В этом случае обман был бы невыгодным. Конечно, в основе этой гипотезы лежит предположение, что особи способны узнавать других особей и помнить об их поведении в прошлом, однако наличие у павианов подобных способностей вполне допустимо” [119, с. 205-206].

Конечно, “альтруизм”, основанный на отношениях “ты - мне, я - тебе” и индивидуальном узнавании, не кажется невероятным у таких высокоразвитых животных, как павианы. Но вряд ли он широко распространен по всему миру живого. Представляется более вероятным, что организмы отличают “своих” (по отношению к которым проявляется альтруизм) от “чужих” по каким-то отдельным опознавательным признакам - *меткам*.

Замечательным примером метки является гнездовой запах (запах семьи) у муравьев. На основании этого запаха муравьи делят особей одного с ними вида на своих и чужих: по отношению к своим - взаимопомощь, к чужим - агрессивное поведение. Могут возникать даже затяжные войны, приводящие к гибели многих муравьев. Запах гнезда не является генетически предопределенной особенностью. Более того, индивидуальность может быть утрачена. Когда в семью северного лесного муравья, насчитывающую примерно 15000 особей, трижды с интервалом в

<sup>2</sup> Альтруизм человека - сложное явление, в котором взаимодействуют *биологическое* и социальное [8], [18], [125]. Упрощенно-биологическое толкование явлений культуры вряд ли может привести к серьезному прогрессу в их понимании, а внедрившись в массовую культуру, способно принести вред.

день вводили по тысяче особей из других муравейников этого вида, агрессивность по отношению к новичкам каждый раз снижалась и третья их партия была принята относительно спокойно. “Предыдущие массовые введения новых качеств настолько расшатали монолитность небольшой муравьиной семьи, что она оказалась не в состоянии отличать своих от чужих” [49, с. 76].

Образовывая отводок от материнского гнезда, муравьи тратят немало сил на сохранение родственных отношений. Родство меток - запахов поддерживается непрерывным обменом особями. Почкованием создаются колонии муравейников. Но не только почкованием! Чужие муравейники могут “породниться”, наладив обмен особями. Это уже не взаимный альтруизм “ты - мне, я - тебе”, основанный на индивидуальном узнавании, и не генетический эгоизм - своими друг другу становятся первоначально не родственные муравейники.

Но и это еще не все. Колонии могут объединяться в федерации. И снова путем обмена особями создается родство запахов. В книге А. А. Захарова [49] указывается, что федерация - не просто большая колония. Колонии сохраняют свою целостность и после объединения. Важна иерархическая структура: муравейники объединены в колонии, колонии - в федерации.

Встречаются не только объединения, но и распады. Муравейник может отделиться от своей колонии и довольно быстро потерять родство меток - запахов. Поддержание родства требует специальных затрат, а его разрушение при отсутствии обменов происходит автоматически.

Все эти процессы плохо укладываются в схему взаимного альтруизма, хотя отдаленно ее и напоминают. Наличие особых меток, динамичность системы взаимоотношений позволяет говорить еще об одном типе *альтруизма - коалиционном*.

Мало кто не знает простейшей карточной игры в “дурачка”. Если играют трое “каждый за себя”, то при одинаковом навыке доля проигрышей каждого игрока будет в среднем равна  $1/3$ . Но если двое договариваются подыгрывать друг другу, то третий почти все время будет в дурачках. Такое взаимовыгодное объединение в теории игр называется *коалицией*.

Стандартная задача теории игр с коалициями, решение которой излагается во многих учебниках, состоит в следующем. Пусть в некоторой степени несколько промышленных компаний получили предложение заключить выгодный контракт на заданную сумму. Вопрос в том, как разделить эту сумму между участниками. Дополнительная сложность: некоторые участники, если раздел их не удовлетворит, могут объединиться в коалицию и заключить контракт на стороне. Пусть для каждой мыслимой коалиции указана сумма контракта, который она может

заклучить. Спрашивается, возможен ли такой раздел, чтобы образование коалиций не было бы выгодно, т.е. никакая группа не получила бы в результате заключения контракта на стороне большей суммы. Другой, более сложный и не всегда имеющий единственное решение вопрос: если такого раздела не существует и каждая участвующая в игре компания стремится максимизировать получаемую сумму, то каковы будут образовавшиеся коалиции?

В теории отбора: выигрыш - число потомков за много поколений, коалиция - сообщество с взаимно альтруистическим (в той или иной степени) поведением. Спрашивается, каковы будут коалиции и как они будут меняться со временем?

Вопрос далеко не простой, но допускающий четкую формализацию. В каждом конкретном случае нужна дополнительная информация о возможной природе меток, по которым члены коалиции могут отличать своих от чужих. Проще всего тот частный случай, который обсуждался при рассмотрении взаимного альтруизма: члены коалиции знают друг друга “в лицо” и признают кого-либо своим только при том условии, что он выполняет “условия коалиции” - ведет себя достаточно альтруистически. Но гнездовой запах муравьев дает пример другой метки, именно метки, условного знака.

В связи с использованием меток может возникнуть вопрос: почему в коалицию не внедряются “эгоисты”, несущие ту же метку? Они же получают двойную выгоду: к ним будут относиться альтруистически, а сами они ничем жертвовать не будут.

Что же, резонно предположить, что при наличии изменчивости, рождающей хорошо замаскированных эгоистов достаточно часто, вид не способен к образованию устойчивых коалиций. Оставим в стороне вопрос о том, будет ли он вытеснен другим видом, подверженным такой изменчивости в меньшей степени. Этот вопрос заведет нас в дебри дискуссии о групповом отборе, для которого основными отбираемыми единицами служат надорганизменные системы. Приведем только простую модель восьмого типа - демонстрацию того, как возможно сосуществование эгоистов и альтруистов в нестационарном режиме.

*Петля альтруизма* - так мы назвали эту модель. Представим себе альтруистическую коалицию, занимающую некоторое местообитание. Все особи коалиции несут метку, позволяющую им отличить своих - членов коалиции - от чужих. По отношению к своим проявляется альтруизм, к чужим - эгоизм. Пусть такая стратегия обеспечивает наилучшее выживание потомства в последовательности поколений при условии одинакового поведения всех особей коалиции.

При длительном существовании начинается “загнивание” альтруизма, появляются хорошо замаскированные эгоисты - носители той же метки.

Начиная с некоторого порога их численности альтруистическое поведение по отношению к носителям метки становится невыгодным - ведет к вымиранию. Альтруисты либо вымирают, либо меняют стратегию на эгоистическую. Через некоторое время может возникнуть небольшая локальная альтруистическая коалиция - носительница другой метки. Такое объединение дает его участникам преимущество в размножении и они вытесняют эгоистических особей (либо частично инкорпорируют - включают в свою коалицию). Такой процесс можно сравнивать с распространением пожара. Далее - снова “загнивание”. И так далее...

Сложно сказать, насколько часто петля альтруизма встречается в действительности. Но, без сомнения, динамика коалиций - один из важных факторов эволюции.

В изучении поведения всех живых существ традиционно используется немало терминов, первоначально возникших для описания сознательных действий человека: альтруизм, эгоизм... ”Как всегда, эти рассуждения не означают, что животные сознательно подсчитывают преимущества альтруистического поведения. Просто особи, ведущие себя определенным образом, оставляют в среднем больше потомков, и это приводит к распространению генов, обуславливающих такое поведение” [45, с. 340].

Построить теорию культуры на основании биологических законов невозможно, но поиск аналогий полезен, если не слишком увлекаться и не придавать им чрезмерно глубокого смысла. Особенно легко найти интересные аналогии для динамики коалиций и их меток - ведь само понятие “коалиция” пришло из науки, изучающей некоторые особенности человеческой деятельности - из математической экономики. Мы не можем удержаться от соблазна привести несколько классических цитат.

“Великие силы Поднебесного мира, долго будучи разобщенными, стремятся соединиться и после продолжительного соединения опять распадаются - так говорят в народе”. Этой фразой, которую легко истолковать как указание на динамику коалиций, начинается классический эпос Лу Гуань-чжуна “Троецарствие”, созданный в XIV веке.

Если понимать основную мысль следующего отрывка из работы И. В. Киреевского как необходимость рождения этноса сразу вместе с “меткой”, выделяющей “своих”, то мы с этим согласны, но трудно согласиться с тем, что такая метка обязательно должна быть религиозно-мифологической.

“Мифы не могут быть изобретены, ибо тогда является вопрос: *кто изобрел их?* Кто-нибудь *один* не мог их выдумать, ибо мифология так срастается с народом, что почитать ее изобретенною то же, что выводить язык народа из чьего-либо сочинения. И как бы мог изобретатель передать свои понятия народу и заставить его верить, что его вымыслы суть настоящие боги? Легче даже предположить, что мифология есть



изобретение целого народа, но такое поэтическое состояние трудно объяснить исторически. Впрочем, это предположение встречало себе противоречие в самом понятии о народе. Ибо что же такое народ и что делает собрание людей народом? *Не совместное бытие многих отдельных людей составляет народ, но общность сознания, выражающаяся наружно в языке, а внутренне в общности одного взгляда на порядок вещей и мира, единомыслие, из которого происходят нравы и обычаи.* Эта общность взгляда на порядок и первоустройство вещей есть не что иное, как религия, которая у древних народов является в образе мифологии. Поэтому несообразно думать, чтобы мифология примкнула после к народу, уже существующему, когда народ уже не может возникнуть без общего взгляда на первоустройство мира, без мифологии. Итак, если мифология не может возникнуть в народе уже существующем, то она необходимо должна возникнуть вместе с самим народом, и, следовательно, она есть не что иное, как *тот участок всеобщего сознания, с которым народ вышел из первобытного единства человечества, чтобы существовать как какой-то определенный и от всех отдельный народ. Мифология народа есть то наследство, которое он получает из прежнего единства и с которым он отделяется от общности человечества*” [54, с. 243-244].

Замечательный пример, напоминающий “петлю альтруизма”, приводит Ф. Энгельс: “Ислам - это религия, приспособленная для жителей Востока, в особенности для арабов, следовательно, с одной стороны, для горожан, занимающихся торговлей и ремеслами, а с другой - для кочевников-бедуинов. Но в этом лежит зародыш периодически повторяющихся столкновений. Горожане богатеют, предаются роскоши, проявляют небрежность в соблюдении “закона”. Бедуины, которые живут в бедности и вследствие бедности придерживаются строгих нравов, смотрят на эти богатства и наслаждения с завистью и жадностью. И вот они объединяются под предводительством какого-нибудь пророка, махди, чтобы покарать изменников веры, восстановить уважение к обрядам и истинной вере и в качестве вознаграждения присвоить себе богатства вероотступников. Лет через сто они, естественно, оказываются точно в таком же положении, в каком были эти вероотступники; необходимо новое очищение веры, появляется новый махди, игра начинается сначала” [123, с. 470].

Можно приблизить “петлю альтруизма” к этой ситуации, предположив, что местообитание неоднородно и загнивание в одних частях происходит раньше, чем в других.

Настоящий альтруизм, наиболее соответствующий человеческому пониманию этого слова, альтруизм без разделения на своих и чужих в биологии неустойчив - носители такого поведения вымирают. По мнению

А. С. Штерна одна из важных мыслей романа Ф. М. Достоевского “Идиот” - обреченность носителей истинного альтруизма из-за жестокости общественных отношений.

При объяснении альтруизма, не являющегося генетическим эгоизмом, приходится наряду с номенклатурой изменчивости (X) вводить еще набор меток, служащих для разделения на своих и чужих. Какую-то метку особь несет с рождения. В этом смысле метка наследуется, но не обязательно строго. Существуют возможности смены меток (по крайней мере, у некоторых видов). Процесс смены меток всегда имеет определенные правила, порождаемые природой метки и биологией вида. Стратегии коалиционного поведения можно изучать методом “отбора по признаку”, исследуя, какой набор стратегий выживает в результате отбора. Сами модели динамики с учетом смены меток заведомо сложнее и намного менее изучены, чем простой отбор по признаку.

Наибольший недостаток всех моделей данной главы - почти полное пренебрежение генетикой полового размножения. Все рассуждения велись так, как будто организмы воспроизводятся целиком. Исходя из этого, строилось множество X, и множество наследуемых значений признака. *Модели отбора*, в которых генотипы отдельных организмов представлены как воспроизводящиеся почти целиком, называются *классическими* в противовес *балансовым моделям*, в которых предполагается, что генотип каждый раз “переконструируется” из генов родителей. Неправильно будет считать, что классические и балансовые модели по-разному описывают один и тот же процесс, противореча друг другу. Они выделяют два разных процесса, а “генотип” классической модели нечто иное, чем “генотип” балансовой. Впереди еще будет повод обсудить соотношения классических и балансовых моделей.

С разнополым размножением связана одна важная и до сих пор нерешенная проблема: почему оно существует? Известно, что возможен переход к бесполому размножению. Есть виды, например, у ящериц, состоящие только из самок, откладывающих яйца, из которых снова выходят самки (*партеногенез*). Переход к такому размножению дает со временем двукратное преимущество в темпе размножения. Это быстро реализующееся преимущество подробно разобрано Дж. Мэйнардом Смитом в духе моделей отбора по признаку: “Предположим, что у вида, размножающегося половым путем и насчитывающего равное число самцов и самок, возникает мутация, в результате которой самка переходит к партеногенетическому размножению и производит лишь себе подобных самок. Число яиц  $k$ , откладываемых одной самкой, обычно не зависит от того, партеногенетически она размножается или нет, а определяется лишь тем, как много пищи она может усвоить сверх того количества, которое необходимо ей для поддержания собственного существования.

Аналогичным образом вероятность  $P$  того, что возникшая из яйца особь доживет до размножения, тоже обычно не зависит от характера размножения” [76, с. 13]. Пусть в начальный момент имелось  $n$  взрослых партеногенетических особей и  $N$  тех, что используют раздельнополое размножение (из них  $N/2$  самок). Отложение яиц у партеногенетических самок  $kn$ , у размножающихся половым способом -  $kN/2$  до репродуктивного возраста доживет партеногенетических особей  $Pkn$ , использующих половое размножение -  $PkN/2$ . Отношение численностей (партеногенетические / размножающиеся половым путем) возрастает вдвое. В начальный момент оно равно  $n/N$ , а для следующего поколения -  $2n/N$ .

Таким образом, партеногенез дает колоссальную выгоду внедрения. Вопрос о том, что обеспечивает существование раздельнополого размножения (зачем нужны самцы?), является центральным в книге Дж. Мэйнарда Смита [76], однако он не считает эту проблему окончательно решенной.

Ясно одно: двукратное преимущество при внедрении партеногенеза не позволяет отделяться от проблемы существования раздельнополого размножения заявлениями об увеличении скорости эволюции и росте разнообразия. Нужны согласованные с опытными данными количественные оценки. В цитированной книге это ясно показано.

Задумавшись над отношением “отбора по признаку” к реальности мы неизбежно приходим к необходимости уточнения понятия “*признак*”. Попробуем определить его как особенность фенотипа. В этом случае возникает проблема наследования: не все особенности фенотипа наследуются, например, вес тела человека в большой степени зависит от условий жизни. Для рассматриваемых же моделей отбора важны именно в той или иной степени наследуемые особенности.

Попытаемся улучшить определение, положив: признак - генетически предопределенная особенность фенотипа. Опять плохо - генетически предопределены чаще всего не особенности фенотипа, а зависимость фенотипа от условий развития. Проводя отбор по одному и тому же признаку фенотипа в разных условиях, селекционер, очевидно, получит разные результаты [51]. Если же учесть возможность случайной связи между этими условиями и фенотипом, то ситуация становится еще более запутанной: генетически предопределены лишь вероятности появления различных фенотипов в данных условиях.

Есть подход к определению признаков, идущий от легкости их описания исследователем. С этой точки зрения признак - простое (просто выражаемое одним числом и немногими словами) свойство фенотипа. Сюда относятся рост, вес, цвет, простые особенности характера и т.п. такая простота обычно подразумевается, когда речь идет об отдельном

признаке. Но она же приводит и ко многим проблемам. То, что просто с точки зрения описания, не обязательно является элементарным, выделяемым в самостоятельную единицу, достаточно обособленную в ходе индивидуального развития и передачи наследственной информации. Речь идет о *корреляции признаков*, давно замеченной селекционерами. Ч. Дарвин на эту тему пишет: “таким образом, человек, отбирая и накапливая какую-нибудь особенность строения, почти наверняка будет неумышленно изменять и другие части организма на основании таинственных законов корреляции” [38]. “Таинственных законов” - не меньше.

Яркий пример корреляции получен сравнительно недавно при одомашнивании лисиц. Отбирали и скрещивали между собой лисиц, более дружелюбных по отношению к человеку, а они “особачились”. И хвост завился колечком, и окраска стала пегой, и другие внешние признаки стали более собачьими. Воздействовали вроде бы на один признак - дружелюбие, а изменились многие. Такое всестороннее изменение рассматривается Д. К. Беляевым как пример “*дестабилизирующего отбора*” (подробнее см. в его статье [11]): “Отбор становится дестабилизирующим тогда, когда под его влияние попадают... системы нейроэндокринной регуляции онтогенеза” - индивидуального развития.

Хотя мы и не дали окончательного определения признака, обсуждение этого понятия с разных сторон делает его более ясным, а также выявляет проблемы, связанные с его использованием. Для модели “отбор по признаку” лучше всего подходят признаки, простые с точки зрения описания и хорошо используемые - генетически предопределенные в данном диапазоне условий.

Попытаемся понять место обсуждаемых моделей, используя аналогию с физикой. Простейшая задача механики - изучение движения частицы по прямой в потенциальном поле. Движение сложной системы может быть разложено на простые одномерные.

Движение по прямой уподобим отбору по признаку, а сложную систему - реальности. Настоятельно повторяемый в сложной ситуации вопрос: “по какому признаку идет отбор?” аналогичен требованию указать прямую, по которой движутся частицы в сложной механической системе. Такой признак (как и прямую) можно точно указать только в специальных случаях, а чаще всего - в искусственно созданных ситуациях.

Модели “отбор по признаку” хороши своей простотой и понятностью, но слишком упрощают суть дела и по отношению к реальной эволюции стоят где-то на уровне шестого (“учтем только некоторые особенности”) или пятого (эвристического) типов, если, конечно, не прибегать к необычному расширению содержания понятия “признак”. Изредка они могут подниматься до четвертого типа (“опустим для ясности некоторые детали”), но вряд ли выше.

Это отдельные модели, а система таких моделей является основным смыслообразующим звеном теории эволюции. На первых шагах эволюционных рассуждений обычно так или иначе строятся классические модели отбора по признаку (и лучше, если это делается явно). Далее они накладываются на реальность, обнаруживаются несовпадения и моменты нестыкованности с имеющимся знанием. Критикуя, перестраивая и дополняя модель, можно выработать более полное понимание и сформировать научное знание об исследуемом процессе.

## ДЕМОН МЕНДЕЛЯ-ИОГАННСЕНА

*Открытие и переоткрытие. Развертывание простых моделей. Хромосома, локус, аллель и ген. Половое размножение и гены-грубияны. Размножение и отбор генов. Геноценоз как биоценоз и биоценоз как геноценоз. Благо рецессивности.*

Вся биология XX века развивалась под знаком генетики. Ее история начинается с 1985 года, в котором Г. Мендель опубликовал результаты своих восьмилетних наблюдений. Верное слово было сказано, первая модель построена и блестяще подтверждена. Но услышано оно было через 35 лет, через 16 лет после смерти Г. Менделя.

Тому было много причин. Отметим здесь только одну из них - методологическую. Модель была категоричной и ясной. Она не объясняла всего многообразия явлений наследования, а из-за четкой (по существу - математической) формы не обладала привычной гибкостью расплывчатых объяснений. Наконец, сам метод моделирования был для биологии необычным.

Представляется удивительным, что появление модели, могущей давать точные количественные предсказания в такой загадочной области, как наследование (пусть даже только для некоторых видов и части признаков), не сразу было замечено. В физике, например, появление кварковой модели (унитарная симметрия элементарных частиц), позволившей предсказать в начале своего развития одну новую элементарную частицу, было принято очень бурно, а ее создатели быстро получили Нобелевскую премию. Но это - физика XX века, а речь идет о биологии XIX (если покопаться в истории физики, то и там найдутся подобные грехи).

Как бы поступил современный физик, получи он в свое распоряжение модель, позволяющую описать часть ранее непонятных явлений? Сначала попытался бы распространить на как модно более широкую область. Дойдя до предела применимости, модифицировал бы модель. И так до тех пор, пока дальнейшие улучшения станут невозможными или покажутся неразумными из-за своей громоздкости и потребуются новое понимание (здесь дана, конечно, упрощенная схема). Найденные на этом пути факты послужили бы хорошим подспорьем при поисках новых подходов.

Так, впрочем, поступили и биологи. Но на это ушло много времени. С открытиями Г. Менделя в теорию наследственности пришел новый способ работы, расширивший область применения количественного языка. Биология постепенно созревала для того, чтобы переварить этот

переворот, пока, наконец, в 1900 году Г. Де Фриз, Э. Чермак и К. Корренс независимо не переоткрыли законы Менделя.

История науки знает немало трагедий непризнанных первооткрывателей. Судьба Г. Менделя - один из ярких примеров. Он-то наверняка понимал значимость своего открытия. Но трагична и судьба первооткрывателей. Честно пройдя свой путь и совершив великое, они потом узнают, что на вершине уже побывал другой. Единственное, что можно сделать для них, это помнить их имена. Тем, кто повторил открытие Менделя, было легче, 35 лет работы многих исследователей изменили ситуацию, но все же...

У генетики была и своя предыстория. Она связана с именами О. Сарже, Т. Найта и других. Рекомендуем любителям биологии прочитать интересную книгу А. Е. Гайсиновича [27] (она будет полезна и профессионалу).

В заголовке рядом с именем Г. Менделя стоит другое. В. Иогансен в 1909 году придал предложенной Г. Менделем модели четкую форму, введя, в частности, термины “генотип”, “аллель” и др. Название книги В. Иогансена знаменательно: “Элементы точного учения о наследственности”. Далее модель совершенствовалась и уточнялась. Велик вклад в этот процесс таких ученых, как В. Бэтсон, Т. Г. Морган и многих других. Мы решили все же включать в название модели только двух авторов первых вариантов, чтобы оно не превратилось в нечто неудобочитаемое.

Молекулярная биология далеко продвинулась в изучении физико-химической природы наследственности, и модели классической генетики относятся уже ко второму типу (феноменологическая модель). Тем не менее, они и по сей день составляют азы современной генетики - с них начинается ее изучение. Но не только азы, еще и основы. Многие положения генетики строятся так: сначала предлагаются простейшие модели, как если бы они точно соответствовали реальности; потом, пользуясь ими как идеальной картиной, формулируются многочисленные уточнения и исключения. Наконец, с некоторого момента эти простые модели могут уже не рассматриваться вовсе или применяться в качестве очень приближенной схемы. По дороге может быть высказано немало ложных (“ограниченно верных”) утверждений, которые уточняются позднее.

Чтобы не быть голословными - два примера. “В каждой клеточке любого организма данного вида содержится определенное число хромосом”. Это неверно - в некоторых клетках организма утрачена часть хромосом, которым там “положено быть”, или даже все они (хрестоматийный пример - *эритроциты*). В других клетках организма “положенное” число хромосом удваивается, и еще, и еще... (скажем, в

некоторых клетках печени). Обратите внимание: мы отрицали утверждение, пользуясь им самим, применяя введенное в нем понятие “определенное для данного вида число хромосом” для описания контрпримера. Еще один пример: “У диплоидного организма имеется по два гена каждого типа, причем эти гены занимают одинаковые локусы (места) в гомологичных хромосомах”. Это тоже не соответствует истине. Некоторых генов в одной из хромосом может не быть совсем (нехватки), а какие-то могут содержаться в нескольких экземплярах (*дупликация*). Мы специально не указываем источники цитат, чтобы не создавать ложного впечатления дискуссии. Авторы приведенных отрывков прекрасно понимают условность сделанных утверждений и демонстрируют это в дальнейшем развитии текстов.

Такой способ излагать научную теорию: сначала понятия вводятся на простых примерах, а потом постепенно уточняются - не единственно возможный. Его порою ошибочно считают некорректным, хотя он широко распространен и при правильном употреблении приводит к успеху. Этот способ иногда называют *развертыванием*, а еще - восхождением от абстрактного к конкретному. Начальные простые и “неправильные” модели здесь необходимы.

Попытаемся изложить основные идеи моделей классической генетики, вообще не обращаясь к клеткам организма (соматическим). Будем следовать известному афоризму: “Курица - это всего лишь способ, каким яйцо создает другое яйцо”.

Первое положение модели: наследственные свойства организмов определяются набором дискретных единиц - *генов*, полученных им от родителей. С этой точки зрения *генотип* - множество генов.

Но не просто множество. Важную роль играют дополнительные структуры. Второй вариант определения: *генотип* - множество генов, распределенных по хромосомам. И снова, конечно, неполно и неточно.

Для каждого вида существует конечный набор типов хромосом и определено правило, указывающее, сколько (в норме) хромосом каждого типа может быть в генотипе. Вариации, допускаемые этим правилом, обычно очень незначительны. У человека, например, 24 типа хромосом (22 типа аутосом и 2 типа половых хромосом  $X$  и  $Y$ ). В норме генотип должен содержать 22 пары аутосом (от каждого родителя по одной аутосоме каждого типа) и пару половых хромосом :  $XX$  или  $XY$ . Любое отклонение от этого правила приводит к тяжелым заболеваниям.

Так же, как набор хромосом в генотипе, не может быть произвольной последовательность генов в хромосоме. С этой точки зрения *хромосома* представляет собой последовательность *локусов* (локус по латыни означает место). Для каждого локуса определено множество форм (состояний) гена - *аллелей*. Итак, для каждого типа хромосомы задана последовательность



локусов (так сказать, “типов” генов), для каждого локуса - набор аллелей (“состояний заполнения”) этого места.

Хромосома - как бусы, локус - место бусинки (ее номер), аллель - сама бусинка. Недостаток этой аналогии - легкость, с которой одну и ту же бусинку можно поместить на разные места. Аллели же, напротив, довольно четко прикреплены к локусам.

В модели Менделя-Иоганнсена последовательность локусов принимаем фиксированной и все различия в хромосомах относим за счет различных аллелей. Напомним, что рассматривается модель, которая относится сейчас в науке не к первому типу, а ко второму - феноменологическая модель. Реальность не просто сложнее (она всегда сложнее), а отличается от модели в своих существенных свойствах, выделенных и освоенных наукой. То, что гена в хромосоме может просто не быть (нехватка), легко формализуется добавлением “пустого” аллеля. Дубликации (удвоения) тоже можно учесть таким способом, называя аллелем пару (форма гена, число повторов). Дальнейшее усложнение связано с тем, что есть прыгающие генетические элементы - от предположения о фиксированности последовательности локусов приходится отказаться [108, 120]. Если бы прыжки были редки, то их можно было бы учесть и в этой модели, вводя новые локусы и приравнивая прыжок к мутации в этих локусах, но реальная частота прыжков делает такое усложнение бессмысленным.

Расшатывание классической модели завершается молекулярной биологией, которая, хотя и прояснила физико-химический механизм наследственности, но поставила проблему: что считать геном классической модели? Какая часть гигантской молекулы ДНК соответствует этому понятию? На такой вопрос можно давать разные ответы и из них нельзя сделать однозначный выбор - не потому, что не хватает информации, а потому, что классический ген - элемент феноменологической модели, который может интерпретироваться различными способами.

Вот некоторые дискретные единицы, которые могут быть выделены (следуем работе [85]):

1. *“Кодон* - компактная, линейно упорядоченная совокупность азотистых оснований (три основания - примеч. Авт.), кодирующая включение отдельной аминокислоты в биосинтез белка. ...
2. *Цистрон* - компактная, линейно упорядоченная совокупность кодонов, определяющая первичную структуру отдельной молекулы белка. ...
3. *Оперон* - компактная, линейно упорядоченная совокупность цистронов, определяющая координированный синтез группы белков. ...
4. *Репликон* - компактная, линейно упорядоченная совокупность оперонов и других сообщений низших рангов, принадлежащая одному

материальному носителю и реплицирующаяся (удваивающаяся при редупликации - примеч. авт.) как целое.

5. *Сегрегон* - (группа сцепления) ...”

Вряд ли следует считать геном кодон, но все остальные единицы - реальные претенденты на звание гена. Это довольно давняя классификация (1968 г.). Сейчас ее можно было бы построить по-другому, используя новые достижения, но суть от этого не изменится. Существуют сильно отличающиеся по характерной величине участки ДНК, равноправно претендующие на звание гена (группа сцепления - сегрегон может содержать тысячи цистронов, кодирующих отдельные молекулы белка). Можно и договориться: пусть, например, ген есть цистрон. Но это не решение вопроса, а, скорее, его маскировка.

Правильнее будет так: при использовании моделей генетики допустимо называть *геном* разные объекты. Важны два условия - формальное и содержательное. Формальное: в ходе решения одной задачи смысл термина не должен меняться (профессионал выполняет такое условие автоматически). Содержательное: в течение интересующих нас времен ген должен передаваться от родителей потомкам в большинстве случаев без изменений.

Простейшую модель полового размножения рассмотрим только для *диплоидных организмов*, т.е. тех, генотип которых содержит по две хромосомы каждого типа. Есть и тут исключение. У раздельнополых организмов половые хромосомы могут не образовывать однотипной пары: у мужчин -  $XU$ , у самцов некоторых видов число хромосом вообще нечетно, половая не имеет пары -  $X0$ . Бывает и наоборот, у отдельных видов самцы имеют все хромосомы однотипными парами, а самки -  $XU$  или  $X0$ . Диплоидные особи производят гаметы - клетки, содержащие только по одной хромосоме каждого типа. Если половые хромосомы особи неоднотипны, то в случае  $XU$  половина гамет получает  $X$ , а половина -  $U$ ; для  $X0$  аналогично: половина гамет несет  $X$ , а половина не несет половой хромосомы.

Гаметы различных особей (при раздельнополом размножении разнополых) сливаются, образуя диплоидную клетку (*зиготу*), дающую начало новому организму. Первый вопрос: что происходит при половом размножении в одном аутосомном локусе (т.е. локусе не половой хромосомы)? Напрашивается ответ: если родительская особь несет в одном локусе только один аллель (*гомозиготна*), то этот аллель попадает во все гаметы и, таким образом, все ее потомки в первом поколении могут иметь в генотипе этот аллель. Если же особь несет в этом локусе два аллеля (*гетерозиготна*): один - в одной хромосоме данного типа, а второй - в другой, то половина гамет будет нести первый, а половина - второй аллель и, соответственно, половина потомков в первом поколении получат

от этого родителя первый аллель, а другая половина - второй. Такое правило распределения аллелей в потомстве составляет главное содержание *первого закона Менделя*. Обычно он формулируется несколько по-другому и представляет собой ближайшее следствие описанного правила.

Г. Мендель исследовал расщепление гибридов гороха. Гибриды несли в одном из локусов два различных аллеля - были гетерозиготны. Один из этих аллелей ( $A$ ) был *доминантным*, т.е. фенотипически гетерозиготы были неотличимы от растений, гомозиготных по этому аллелю. Другой, рецессивный аллель ( $a$ ) проявлялся только в гомозиготном состоянии. При скрещивании гетерозигот ( $aA$ ) + ( $aA$ ) гаметы ( $a$ ) и ( $A$ ) производятся в одинаковом количестве. Предполагается, что они комбинируются случайно, поэтому зиготы образуются в следующем соотношении:  $1(aa) + 2(aA) + 1(AA)$ . Из-за доминантности  $A$  фенотипы ( $aA$ ) и ( $AA$ ) не различаются, следовательно, расщепление фенотипов происходит так:  $3(Aa$  или  $AA) + 1(aa)$  - знаменитое 3:1. Это и есть первый закон Менделя в его обычной формулировке. Он имеет статистический характер - справедлив в среднем.

*Второй закон Менделя* относится к паре локусов. Если родительская особь гетерозиготна по двум локусам, то простейшее предположение, которое можно высказать о продуцируемых гаметах, состоит в независимости представленного в гамете аллеля первого локуса от того, какой аллель у нее во втором. Предполагая также, что гаметы комбинируются случайно, и получаем второй закон Менделя. Обычно его формулируют как независимость расщепления в разных локусах.

Закон этот неприменим, однако, к локусам из одной хромосомы. Расхождение генов по гаметам не является независимым. Чем ближе локусы - тем сильнее зависимость. Близкие локусы объединяются в "*группы сцепления*".

Первый закон выглядит более убедительно, поэтому неожиданным оказалось открытие генов, которые его нарушают. Высказано и обосновано предположение, что в некоторых случаях это нарушение вызывается геном (несколькими генами), который так воздействует на своего "партнера", расположенного в том же локусе парной хромосомы ("оскорбляет" его), что партнер, попав в гамету, "кончает жизнь самоубийством", нарушая ее функционирование. Что это за воздействие? Вопрос сложный. Легко понять, почему в популяции не может быть очень большим процент особей, несущих в данном локусе таких "генов-грубянов". Особи, гомозиготные по ним, оставляют очень мало потомства, так как после взаимных "оскорблений" почти все гаметы нежизнеспособны. Исходя из этого нетрудно оценить, в каком проценте генотипов эти гены будут присутствовать, их около 50%. В природных же

популяциях дрозофилы, где были обнаружены такие гены, их раз в десять меньше. Почему? Появление “грубиянов” создает новую генетическую среду, в которой получают преимущество гены “нечувствительные к оскорблениям”. Последние не мешают плодовитости особей, гомозиготных по ним, и потому имеют преимущество и перед “грубиянами”. В результате устанавливается равновесие, в котором “грубиянов” немного.

Наше изложение кратко и приблизительно. Детали можно найти в интересной статье [58]. В частности, “гены-грубияны” у дрозофилы, описанные в этой статье, нарушают обычный сперматогенез у самцов и не вмешиваются в образование гамет у самок.

Эффекты такого типа объединяются под названием “*мейотический драйв*”. Они обнаружены у многих видов: комаров, мышей, некоторых растений и др. Наличие и распространение мейотического драйва показывает несостоятельность примитивных аргументов, объясняющих половое размножение и первый закон Менделя выгодностью высоких темпов эволюции. Если ген, неблагоприятный с какой-либо точки зрения, может внедриться и с этих позиций ухудшить систему, то он внедрится и ухудшит, ничего не поделаешь.

Каких изменений в моделях “отбор по признаку” может потребовать генетика? Вот знаменитый пример из генетики человека. Пусть люди, населяющие некоторую территорию, могут быть носителями одного из трех фенотипов (остальными различиями пренебрегаем): больные серповидноклеточной анемией, не доживающие до совершеннолетия; люди, не страдающие анемией и легко переносящие малярию (либо не болеющие ей вовсе); не страдающие анемией, но тяжело переносящие малярию. Пусть также эти свойства предопределены от рождения. Если на рассматриваемой территории малярия - частое заболевание, то с точки зрения простейших моделей “отбор по признаку” должен, казалось бы, оставлять только один фенотип: ни малярии, ни анемии. Однако, увы, соответствующий генотип гетерозиготе.

Исследования показали, что описанной ситуации хорошо подходит однолокусная модель. В этом локусе различаются два аллеля - нормальный  $N$  и мутантный  $S$ . Ген (аллель)  $S$  вызывает в гомозиготном состоянии изменения гемоглобина и искажения формы эритроцитов. Организм, получивший  $S$  от обоих родителей ( $SS$ ), гибнет во младенчестве. Если генотип полностью нормален ( $NN$ ), то организм легко заболевает малярией и тяжело ее переносит. Наконец, носители гетерозиготного генотипа ( $NS$ ) устойчивы к малярии и не гибнут от анемии. В итоге сохраняются все три фенотипа - преимущество гетерозигот компенсирует гибель ( $SS$ ) и потому в популяции много носителей тех генов, которые в гомозиготном состоянии вредны, даже смертельно вредны - летальны.

Проведем элементарное исследование баланса генов в одном локусе. Пусть различаются два аллеля  $N$  и  $S$  и соответственно три генотипа:  $NN$ ,  $NS$ ,  $SS$  (обозначения сохраним те же, что и для серповидноклеточной анемии).

В построении модели будут участвовать такие величины. Численности зигот сразу после слияния гамет для различных генотипов:  $n_{NN}$ ,  $n_{NS}$ ,  $n_{SS}$ . Численности гамет, слившихся в эти зиготы:

$$m_N = 2n_{NN} + n_{NS}, \quad m_S = 2n_{SS} + n_{NS}.$$

Предполагаем комбинирование гамет случайным, поэтому отношение  $n_{NN}:n_{NS}:n_{SS}$  должно совпадать с  $m_N^2:2m_Nm_S:m_S^2$ . Это в точности означает, что

$$n_{NN} = Am_N^2, \quad n_{NS} = 2Am_Nm_S, \quad n_{SS} = Am_S^2,$$

где  $A$  - число, общее для всех  $n$ . Его нетрудно выразить через  $m_N$ ,  $m_S$ , однако далее оно нам не понадобится.

Предполагаются заданными относительные жизнеспособности зигот:  $k_{NN}$ ,  $k_{NS}$ ,  $k_{SS}$ . Что это за числа? Их вводят, исходя из представлений о разделении факторов, определяемых генотипом, и прочих. Аналогичная конструкция появляется в предыдущей главе при разборе простейших моделей отбора по признаку. Жизнеспособность оценивается по участию в создании нового поколения. Для такого участия из новенькой зиготы должен развиваться организм, дожить до размножения и произвести гаметы, входящие во вновь образующиеся зиготы.

Имеем только что образовавшуюся зиготу  $NN$ ,  $NS$  или  $SS$ . Предполагается, что в среднем на одну такую зиготу с данным генотипом придется  $fk_{NN}$ ,  $fk_{NS}$  или  $fk_{SS}$  гамет, вошедших в состав вновь образовавшихся зигот следующего поколения. Множитель  $f$  зависит от большого числа факторов, а зависимость от генотипа сконцентрирована в множителях  $k$ . Основное упрощающее предположение состоит в том, что возможно такое разложение на множители:  $f$  зависит от чего угодно, но не от генотипа, а  $k$  - только от генотипа.

Зададимся вопросом: пусть известны численности гамет  $m_N, m_S$ , образовавших зиготы данного поколения; каковы тогда будут численности гамет  $m'_N, m'_S$ , образовавших зиготы следующего поколения? (мотив: "Курица - всего лишь способ..."). штрих означает переход к следующему поколению. Предполагая выполненным первый закон Менделя, сразу получаем (упражнение);

$$m'_N = B(k_{NN}m_N + k_{NS}m_S)m_N;$$

$$m'_S = B(k_{SS}m_S + k_{NS}m_N)m_S.$$

Здесь  $B$  - некоторое число, в которое вошли множителями и  $AB$  и неизвестное нам  $f$ . Далее важно только, что  $B > 0$  и одинаково для  $m_N$  и  $m_S$ .

Получена модель генетического баланса в ее простейшей форме. В ней можно выделить коэффициенты размножения для  $N$  и  $S$  - отношения  $k_N = m'_N / m_N$  и  $k_S = m'_S / m_S$ . Если в равновесии есть и  $N$ , и  $S$ , то их коэффициенты размножения должны быть при этом равны единице. Исследовать это условие, однако, нельзя - неизвестны множители  $B$ . Можно, тем не менее, записать для коэффициентов размножения условие их равенства друг другу, в котором  $B$  сократится:

$$k_N = k_{NN}m_N + k_{NS}m_S = k_{SS}m_S + k_{NS}m_N = k_S$$

или

$$(k_{NS} - k_{SS})m_S = (k_{NS} - k_{NN})m_N.$$

Если величины  $k_{NS} - k_{SS}$  и  $k_{NS} - k_{NN}$  имеют разные знаки, то равновесие с положительными значениями обеих величин  $m_N, m_S$  невозможно. Это понятно: в таком случае гетерозиготы выживают хуже, чем одна из гомозигот, но лучше, чем другая и один аллель (понятно, какой) вытесняется другим.

Положительное равновесие (баланс)

$$\frac{m_S}{m_N} = \frac{k_{NS} - k_{NN}}{k_{NS} - k_{SS}}$$

существует в двух случаях: и когда гетерозиготы более приспособлены, чем обе гомозиготы, и когда они менее приспособлены. Последнее кажется странным, однако можно убедиться, что при  $k_{NS} < k_{SS}$ ,  $k_{NS} < k_{NN}$  равновесие неустойчиво: если

$$m_S > \frac{k_{NS} - k_{NN}}{k_{NS} - k_{SS}} m_N,$$

то соответствующий коэффициент размножения  $k_S$  также больше:  $k_S > k_N$  или

$$k_{SS}m_S + k_{NS}m_N > k_{NN}m_N + k_{NS}m_S$$

(упражнение). Аналогично и для обратного неравенства. Поэтому со временем любое отклонение от равновесного отношения  $m_S / m_N$  будет возрастать. Это приведет к тому, что через достаточно большое время в системе останется только один аллель - тот, в пользу которого вначале нарушено равновесное отношение  $m_S / m_N$ . Победитель зависит от начальных условий.

Простейшая модель генетического баланса дает важный урок. Коэффициент размножения, введившийся раньше для особей, используется только для описания динамики генов (аллелей).

Размножающаяся единица стала мельче. Также должен стать мельче элемент, к которому относится представление о выгоде, оптимальности, пользе.

В предыдущей главе рассматривалась схема эксперимента по внедрению, наполняющая смыслом представления о выгоде, пользе и порождающая принципы оптимальности. Группа особей малой, но достаточной для размножения численности внедряется в биогеоценоз и либо вымирает, либо успешно размножается. Все внедряемые особи должны наследуемо (со всеми будущими потомками, которые появятся в ходе эксперимента) принадлежать одной клеточке (точке) номенклатуры изменчивости. Можно даже сказать так: внедряется эта клеточка (точка), а особи ее несут.

С точки зрения балансовых моделей генетики как целое воспроизводится ген (аллель), а не особь как генотип, поэтому рассматривать следует внедрение аллеля. Аллель внедряется в составе генотипа особи, особь в составе небольшой группы. Теперь не исключено, что особи внедренной группы будут скрещиваться с другими, в нее не входящими. Рассматривается судьба аллеля: внедрится - не внедрится, выживет - не выживет.

В балансовых моделях так же, как в классических, возникают принципы совместной оптимальности - *сооптимальность аллелей*. Каждый из устойчиво сосуществующих аллелей оптимален на фоне остальных. Был предложен специальный термин "*геноценоз*" (см., например, вступительную статью А. С. Антонова к сборнику [120, с.7]), который подчеркивает особый взгляд на систему взаимодействующих генов как на биоценоз и, можно добавить, на биоценоз как на систему взаимодействующих генов. Возникает иерархическая лестница на ступеньку длиннее, чем в классических моделях: из аллелей слагаются генотипы особей, из особей - популяции, из популяции - биоценозы.

Конечно, область применимости для представлений о сооптимальности аллелей значительно шире, чем для простых балансовых моделей. В частности, не требуется никаких гипотез о разделении факторов (как вы помните, с помощью таких гипотез достигалось разделение генетики и экологии при построении простейшей балансовой модели). Эти представления о сооптимальности базируются на схеме экспериментов по внедрению.

В истории балансовых моделей произошел один казус, который сильно и, как нам кажется, не очень удачно повлиял на общие представления о динамике отбора. Исследуя простейший класс балансовых моделей, Р. Фишер доказал, что устанавливается такое равновесие аллелей, которое обеспечивает максимум средней приспособленности организма в популяции. Приспособленности

измеряются с помощью коэффициентов  $k$  или их аналогов - формальные детали можно найти в любом подробном руководстве (например, в [91]).

Этот факт произвел в момент своего появления большое впечатление и был назван *основной теоремой о естественном отборе*. Его часто трактуют так: отбор-де пренебрегает выгодой для отдельной особи, его заботит популяция в целом.

Увы, теорема Фишера не выполняется уже для чуть более сложных моделей. Она тесно связана с гипотезой о разделении факторов. Сейчас известно, когда из более сложных и общих эколого-генетических моделей могут быть получены уравнения Фишера. Оказывается, для этого требуется, чтобы отличия между носителями различных генотипов были малы. Тогда в первом приближении по этой малости и получаем уравнения Фишера, а с ними его теорему (вспомните модели типа 3 - что-то считаем очень большим или очень малым).

Принципы сооптимальности, восходящие по своей идее к Дж. Б. С. Холдейну, имеют значительно более общую эколого-генетическую природу. Это - принципы оптимальности аллелей, слагающих генетический компонент системы (биогеоценоза), на фоне всей этой системы. Поэтому они относятся сразу к каждому отдельному аллелю (который должен быть точкой единичного максимума коэффициента размножения на пространстве возможностей) и к системе, которая определяет коэффициент размножения, к биогеоценозу в целом.

Есть две возможные причины для нарушения сооптимальности. Первая - высокий темп изменчивости, тогда теряют смысл представления о передаче аллелей из поколения в поколение. Вторая - отсутствие устойчивых равновесий, наличие более сложной динамики генетического состава, но в этом случае сооптимальность будет выполняться в среднем за большее время.

Существует важное различие между балансовыми и классическими моделями. На первый взгляд оно кажется техническим, но это не так. Пусть в популяции присутствует небольшое количество носителей доминантного аллеля и они все плохо приспособлены - дают мало выживающего потомства (так как аллель доминантен и несущие его гетерозиготы мало отличаются от гомозигот). Тогда количество этих носителей уменьшается в геометрической прогрессии - как и для особей в классических моделях.

А вот если аллель рецессивен и плохо приспособлены - гибнут, не размножаются и т. п. гомозиготные по нему особи, тогда все по-другому. Число гомозигот можно оценить как  $v^2 n$ , где  $v$  - доля аллеля в популяции,  $n$  - полная численность популяции. Скорость убыли  $v$  будет пропорциональна  $v^2$ , поэтому со временем  $v$  будет уменьшаться не в



геометрической прогрессии, а значительно медленнее - как  $1/t$ . Здесь отличие от классической модели.

Рецессивность существенно увеличивает время жизни внедренного аллеля и даже меняет закон его вымирания, когда он “не помогает” своим гетерозиготам и “вреден” (даже смертельно) своим гомозиготам.

Отсюда насыщенность популяций рецессивными “умеренно вредными” мутациями, наличие достаточного времени для того, чтобы они были испытаны в разных сочетаниях и, возможно, образовали бы уже “полезные” комбинации. Все это может считаться благом с точки зрения человека - сторонника прогресса. Тем не менее, не очень ясно, играл ли в установлении этого механизма какую-нибудь роль отбор и связанные с ним принципы оптимальности, кроме банальной: рецессивные аллели сохраняются, потому что они рецессивны и долго сохраняются.

Описаны еще такие интересные эффекты, как управление доминантностью, когда гетерозиготный организм “включает в работу” те аллели, которые способствуют его развитию и выживанию в данных условиях. Интереснейший вопрос: как могла сложиться в ходе эволюции эта система управления, где она локализуется и наследуется?

**З а м е ч а н и е.** В главе “Модель Дарвина” мы определили генотип как то, что получено от рождения, - очень широко. В данной главе генотип - система генов, это узко. Для ряда целей может оказаться удобным разделить подходы и ввести для системы генов термин “геном”.