

Посвящаю памяти Алексея Меркурьевича Гилярова,
крупнейшего биолога, незаурядного мыслителя, поистине
интеллигентной и доброй души человека.
По некоторым вопросам мы придерживались
противоположных мнений, но нашей дружбе это не мешало.

УДК 573.7+575.8+574.4

БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ – ЗАЧЕМ И ПОЧЕМУ? I. ПОИСКИ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО ОБЪЯСНЕНИЯ

© 2018 г. Э. Лекавичюс

*Центр естественных наук
LT-08412 Литва, Вильнюс, ул. Академиос, 2
E-mail: elekevicius@gmail.com*

Поступила в редакцию 06.03.2017 г.

Еще Дарвин столкнулся с парадоксом примитивных форм: они сосуществуют с более организованными существами, и нет никаких признаков того, что уступают последним в степени приспособления. В XX в. кроме этого парадокса обнаружили и другие: “парадокс планктона”, “парадокс луга”, “парадокс тропического леса”, и наконец – “парадокс разнообразия генотипов”. Исследователям было неясно, какие силы поддерживают разнообразие видов и генотипов. Главная цель настоящей статьи – обобщить попытки устранения этих парадоксов.

Делается вывод, что эти парадоксы появились ввиду излишнего внимания к антагонистическим отношениям. Игнорировалось то, что на уровне популяции и экологического сообщества “борьба за существование” противостоит примерно равная по значимости и силе взаимозависимость. Это зависимость от живых ресурсов, прямой и не прямой мутуализм, внутривидовая кооперация, комплементарность генотипов в полиморфной популяции и видов в гильдии. Парадокс сохранения примитивных форм был решен, когда выяснилось, что в своем большинстве эти организмы не только не конкурируют с высоко организованными, но находятся с ними в мутуалистическом союзе непрямого типа. Наибольшие трудности возникают при попытке объяснить разнообразие сосуществующих растений, особенно тропических. Но даже тут намечился определенный прорыв. Делается общее заключение, что разнообразие видов в сообществах, как и генотипов в популяциях, поддерживает само себя благодаря дифференциации ниш и обилию отрицательных обратных связей. Да и изменчивость абиотических условий как в пространстве, так и во времени создает поистине огромное разнообразие ниш и субниш для видов и генотипов.

Еще одно направление исследований – уяснение роли биологического разнообразия в повседневной жизни, на фоне изменчивости условий среды. Эмпирические работы явно указывают на то, что разнообразие видов, как и разнообразие генотипов, проявляет свойство стабилизировать продуктивность и суммарную биомассу сообществ и популяций соответственно. Кроме того, биологическое разнообразие повышает эффективность использования ресурсов, тем самым способствуя накоплению большей суммарной биомассы. Эти достижения получили дальнейшее развитие в рамках так называемой общей теории адаптации. Данная теория главное внимание уделила тому, как при подгонке оптимумов под условия среды взаимодействуют разные типы разнообразия – макромолекул, метаболических путей, генотипов и видов. Согласно этой теории индивидуальные механизмы адаптации входят в состав популяционных, а те в свою очередь – в состав биоценологических. Делается вывод, что в определенный момент времени или в определенной точке пространства в поддержании функций наиболее активно участвует только часть имеющихся в наличии макромолекул, метаболических путей, генотипов и видов. Остальные как бы держатся в резерве и могут быть задействованы при очередной перемене условий. В этой связи обсуждается также вопрос о том, почему для земной жизни характерен такой тип организации – жесткая взаимозависимость частей на нижних этапах иерархии и ослабленная интеграция на верхних. Наиболее предпочтительным может оказаться такой ответ: жесткая организация на всех без исключения этапах иерархии превратила бы экологическое сообщество в настоящий суперорганизм и могла бы повысить эффективность работы, но непременно снизила бы степень приспособляемости, так необходимой для жизни в переменчивых условиях.

DOI: 10.7868/S004445961803003X

Нам не суждено знать во всем объеме того, какую долю истины мы постигли, а что еще только предстоит узнать. Наверно поэтому отсутствие вопросов в какой-нибудь области еще не означает, что основные вещи нам уже известны и действительно поняты. И только пытливые умы все не устают спрашивать, хотя большинству вроде бы давным-давно все “ясно”.

Когда-то, будучи студентом-биологом, я, конечно, выслушал курс эволюционной биологии, и у меня сложилось впечатление, что это довольно скучная дисциплина, что на все важнейшие вопросы ответы уже получены. Сомнения зародились позже, когда я заинтересовался проблемой полиморфизма. Меня, как и многих моих коллег, очень удивило прозвучавшее в шестидесятых годах открытие в природных популяциях растений и животных большого разнообразия генотипов, значительная часть которого явно поддерживалась естественным отбором. Удивило потому, что по классической теории в популяциях должен доминировать один “дикий” генотип, вытеснивший остальные, менее приспособленные. Эту ситуацию в популяционной генетике Р. Левонтин (1978) назвал парадоксом изменчивости. Как он пишет, эти факты крайне удивили бы и самого Дарвина. В этой связи он заключает (с. 199): “Согласно классической теории Дарвина, ⟨...⟩ естественный отбор сортирует ⟨...⟩ изменения, отбрасывая все, кроме наиболее приспособленного типа. Естественный отбор представляется как *антитеза* (выделено Р. Левонтиным) изменчивости”.

Как будто моего удивления было мало, скоро я обнаружил в литературе указания на присутствие еще одного, аналогичного парадокса, на этот раз касающегося разнообразия видов. Имею в виду в первую очередь знаменитые статьи Хатчинсона (Hutchinson, 1959, 1961), в которых он спрашивает, как, например, объяснить тот факт, что в одной капле озерной воды часто присутствует несколько десятков видов фитопланктона (и зоопланктона) при том, что их потребности почти идентичны. Должны ли мы отказаться от принципа конкурентного исключения Гаузе, спрашивает автор. Действительно, не только Гаузе, но еще раньше Дарвин много писал о том, что конкурируют не только сородичи, этим заняты и сосуществующие представители, как мы бы теперь выразились, одной гильдии. Классически мыслящий теоретик непременно предсказал бы, что, следуя теории, такое разнообразие должно отсутствовать, побеждают ведь наиболее продвинутые “борцы за существование”.

Наконец, я сам самостоятельно и довольно-таки рано пришел к мысли, что мне непонятно

и другое, а именно как объяснить факт присутствия в природе примитивных видов, возникших скорее всего на заре жизни, несколько миллиардов лет назад. Почему вокруг себя мы не видим одни только высокоорганизованные формы, в борьбе за существование победившие остальных? Ответа у неodarвинистов я не нашел, тогда сел за “Происхождение видов”. До того момента я был довольно-таки поверхностно знаком с этим величайшим трудом. И можно себе представить, как я удивился: оказывается, Дарвин, в отличие от многих своих последователей, поднимал куда больше вопросов фундаментальной важности, хотя отчетливо понимал, что не на все сможет удовлетворительно ответить. Среди прочих, конечно же, ему не давала покоя и проблема многообразия видов. В частности, он спрашивает (Дарвин, 1939, с. 63): “...каким образом еще существует в мире множество низших форм ⟨...⟩ Почему более высокоразвитые формы не вытеснили и не истребили повсеместно форм низших?” Там же (с. 64) он и отвечает: “...главная причина заключается в том, что при очень простых жизненных условиях высокая организация бездействовала бы, возможно, была бы даже вредной, так как она была бы чувствительна, более подвержена расстройству и повреждению”. Такой ответ вряд ли может удовлетворить современного читателя, да он, похоже, казался сомнительным и самому Дарвину, ибо если более продвинутая организация не может быть полезной сейчас, то как объяснить, что она была полезна тогда, когда более продвинутые формы в природе вовсе отсутствовали. Намучившись, он с сожалением заключает (с. 64): “Но так как мы не обладаем фактами, которые могли бы нами руководить, то умозрение по этому вопросу почти бесполезно”.

Данный вопрос заключает в себе куда более фундаментальный аспект, чем может показаться при беглом рассмотрении. Ввиду того, что примитивные формы не только выжили, но и процветают по сей день, обязаны ли мы заключить, что их степень приспособления (англ. *adaptedness*) не уступает приспособленности высших форм? Если не уступает, то не означает ли это, что никакого прогресса в эволюции и не было, приспособленность видов отнюдь не увеличивалась в ряду генераций вопреки теории естественного отбора? Интересно отметить, что Дарвин усматривал в эволюции явный прогресс (хотя его позиция и не была последовательной), он считал человека вершиной прогрессивной эволюции, в то время как многие неodarвинисты, среди прочих и знаменитый Гоулд (Gould, 1994), идею прогресса вовсе отрицают. Не

потому ли, что так и не смогли совладать с парадоксом разнообразия видов?

Итак, вряд ли можно считать, что проблема биологического разнообразия была решена в рамках дарвинизма и неodarвинизма, какими они сложились в нашем понимании до недавнего времени. Неудивительно поэтому, что в последние годы созрела мысль о необходимости конструирования общей теории биологического разнообразия (англ. *general theory of biodiversity* – Cardinale, 2013; Wilson, 1992). Вот наиболее существенные вопросы, на которые эта теория ищет ответы (Cardinale, 2013; Tilman, 2015; Лекавичюс, 2009; Lekevičius, 2011):

Какие силы поддерживают разнообразие генотипов и видов, способствуя более или менее продолжительному сосуществованию?

Какова роль биологического разнообразия, если таковая имеется вообще, в функционировании экосистем и их приспособлении к никогда не прекращающимся изменениям внешних условий?

Как идет расщепление видов и почему оно порождает функциональную конвергенцию экосистем, т.е. схожие круговороты веществ и такие же экологические пирамиды?

Наконец, какие силы толкали жизнь на пространственное обособление тел, вместо того чтобы просто покрыть планету сплошным суперорганизмом вроде мыслящего океана из “Соляриса” Станислава Лема?

Как легко заметить, в этом перечне отсутствуют некоторые хорошо знакомые экологам темы, например широтный градиент видового разнообразия, а также взаимосвязь “численность – масса тела”, “число видов – площадь ареала” и другие. По-видимому, эти темы считаются не столь фундаментальными, либо они должны получать развитие по ходу решения более общих проблем.

В этой статье я постараюсь показать, что некоторые элементы будущей теории биологического разнообразия в литературе уже присутствуют, попробую осветить их более явным образом и свести воедино, другие же, надо надеяться, будут обнаружены коллегами в недалеком будущем.

РАЗНООБРАЗИЕ ВИДОВ КАК СВОЕГО РОДА РАЗДЕЛЕНИЕ ТРУДА

При разработке теории эволюции Дарвин сосредоточил свое внимание в основном на антагонистических отношениях, назвав их борьбой за существование. Это и понятно: он искал силы, которые

наподобие селекционера сортируют все вариации, оставляя наиболее приспособленные. Такими силами, по его мнению, являются конкуренты, голод, хищники и паразиты, а также неблагоприятные условия физической среды. Я не буду здесь вдаваться в рассуждения, почему Дарвин придавал особое значение именно “борьбе”, хотя прекрасно сознавал, что организмы не только “борются”, но и часто сотрудничают. Ясно одно: включение постулата, учитывающего не только “борьбу”, но и сотрудничество, весьма осложнило бы теорию, и Дарвин, по-видимому, на этот шаг не решился.

Возможно и другое объяснение: он предполагал, что сотрудничество может каким-то образом возникнуть из “борьбы”. Раз возникнув, оно должно препятствовать вытеснению одними видами других. О таком ходе его мыслей, видимо, говорят и следующие выдержки (Дарвин, 1939): “...чем больше разнообразия в строении, общем складе и привычках приобретают потомки какого-нибудь вида, тем легче они будут в состоянии завладеть многочисленными и более разнообразными местами в экономии природы, а следовательно, тем легче они будут увеличиваться в числе” (с. 56). “Преимущества, доставляемые обитателям данной страны (в оригинале *region*, т.е. области, региона) многообразием их строения, в сущности те же, которые доставляются особи физиологическим разделением труда между различными ее органами. Ни один физиолог не сомневается в том, что желудок, приспособленный к перевариванию исключительно растительных веществ или исключительно мяса, извлекает из них наибольшее количество питательных веществ. Так и в общей экономии какой-нибудь страны (в оригинале *land*, т.е. страны, земли, суши): чем шире и полнее многообразие животных и растений, адаптированных к разному образу жизни, тем большее число особей способно будет там прожить” (с. 57).

Таким образом, из повсеместной борьбы за существование, можно даже сказать – из вражды и насилия, рождаются высокоорганизованные “экономии природы”, понимай – экосистемы. Виды, по аналогии с органами, оказываются специализированными, “разделенными” в отношении общего “труда”, некой глобальной функции. Сам механизм того, как виды расщепляются и вопреки конкуренции начинают между собой разделять труд, Дарвину был не вполне ясен. Но по крайней мере такой ход событий не казался ему невозможным. Здесь важно отметить другое: при увеличении числа видов и степени их специализации “экономия природы”, по словам Дарвина, становится все эффективнее, поэтому она

способна к поддержанию жизни все большего числа организмов. Можно ли эти слова рассматривать как ответ на вопрос, что выигрывает природа от разнообразия видов? По-видимому, да.

Объяснения такого рода называют функциональными, ибо они указывают лишь на характер пространственных взаимоотношений, на функцию частей по отношению к целому или наоборот. Они широко распространены в технических науках, экономике, а также в так называемой функциональной биологии (биохимии, физиологии, анатомии и морфологии, отчасти экологии и генетике). Научная методология не имеет ничего против таких объяснений, но советует по возможности пополнять их ссылкой на генезис, причинные связи (Лекавичюс, 1985).

Удивительно то, что Дарвин, кажется, оказался куда дальновиднее многих его последователей. Сегодняшняя наука утверждает: да, разделение труда на верхних этажах организационной иерархии действительно присутствует (Новосельцев, 1978; Salthe, 1985; Лекавичюс, 1986). Как пишет Ю. Одум (1975, с. 17), один из создателей экосистемной концепции, "...поскольку ни один организм не может существовать сам по себе, без других организмов или среды обитания, первый принцип должен касаться "взаимосвязи" и "целостности...". Этот автор в природе видит в первую очередь взаимосвязь, а не конкуренцию, "борьбу". Попробуем выяснить, на что он опирается. Во-первых, ему ясно, что локальная экосистема в функциональном аспекте — это в первую очередь местный круговорот веществ и сопровождающий его поток энергии. Во-вторых, экологическое сообщество состоит из трех "функциональных царств природы" (там же, с. 19): продуцентов, биофагов (= фаготрофов, т.е. фитофагов, хищников и паразитов), и детритофагов (\approx сапрофагов), причем функция последних чрезвычайно важна для всего сообщества, так как они возвращают биогены продуцентам. И, наконец, третье: зависимость между продуцентами и детритофагами — обоюдная, свойством сохранять жизнь в течение неопределенного времени обладает лишь круговорот веществ, экосистема; как не устают утверждать представители русской школы (Виноградский, 1896; Камшилов, 1966; Заварзин, 1979), в определенном смысле жива только она. В отсутствие детритофагов через некоторое время из-за нехватки биогенов погибли бы продуценты, а за ними и биофаги. Например, влажный тропический лес ввиду скудости минеральных ресурсов просуществовал бы в таком случае не более нескольких недель. Так что круговорот веществ можно считать глобальной, или "эмерджентной",

функцией: она необходима для продолжительной работы всех частей системы, и ни один вид не может ее обеспечить в одиночестве. К сожалению, формула "жива только экосистема" так и не получила должного развития, за исключением представителей так называемой русской парадигмы (Заварзин, 1995; Lekevičius, 2006). Спрашивается, не оказались ли эти представители более последовательными дарвинистами, нежели их западные коллеги, предпочитающие, как известно, популяционный подход?

Не может быть сомнения и в том, что и на уровне популяции не все ее члены только и делают, что неустанно конкурируют между собой. Кроме конкуренции мы наблюдаем разные проявления того, что можно назвать биотическим притяжением, которое следует понимать как тенденцию особей с разными потребностями собираться в группы, сожительство и разделять труд, извлекая из этого, видимо, больше выгод. Экологи и этологи говорят о таких формах кооперативной жизни сородичей в компактных группах (Allee et al., 1949; Bergman, 1981; Лекавичюс, 1986; Шилов, 1998): протокооперативная, колониальная (только на сезон размножения), иерархическая (с рангами), семейная и общественная. Вполне может оказаться, что та или иная степень внутривидового разделения труда и кооперации характерна почти для всех типов животных, начиная с губок. Например, партеногенетическое размножение самок дафний при минимуме пищи в группе особей идет успешнее, чем в условиях, когда каждая самка размножается в одиночестве.

Считается, что наибольшая степень взаимозависимости характерна для отношений между половыми партнерами (по отношению к функции размножения), между членами группы, сообща действующей при охоте или при защите от хищников, между членами общественных групп (англ. true societies), а также для зависимости детенышей от родителей. Особенного внимания заслуживает, конечно, кооперация половых партнеров, ибо у многих видов ни один из партнеров в отдельности не может размножаться. Таким образом, размножение становится "эмерджентной" функцией популяции. Логично думать, что внутривидовая конкуренция в таких условиях отнюдь не обязательно должна вести к вытеснению всех, кроме одного ("дикого") полового партнера. Некоторые черты такого разделения труда можно усмотреть и в популяциях двудомных растений и даже у бактерий (конъюгация, трансформация, трансдукция).

Как было отмечено ранее, во многих природных популяциях растений и животных, да и не только их, кроме наследственных различий по полу присутствуют более тонко различающиеся генотипы, поддерживаемые отбором (Левонтин, 1978). Их присутствие обычно рассматривается как указание на специализацию по отношению к разным участкам ниши популяции (см. ниже). Такое разделение труда можно рассматривать как протокооперацию, но чаще к ней применяется термин комплементарности, т.е. взаимодополнения; то, в чем одни генотипы преуспевают, другие выполняют с трудом. Это обстоятельство, конечно, тоже ослабляет внутривидовую конкуренцию.

Итак, если бы требовалось дать предельно короткий ответ на вопрос, какого рода взаимоотношения доминируют в природе, я бы предпочел следующий. Две силы противоположного направления – биотическое притяжение и биотическое отталкивание находятся в динамическом равновесии; первая из них возникает из отсутствия полной независимости частей, а вторая – из того, что некоторая независимость все-таки им дана. Однако тут необходимо сказать пару слов о той субординации функций, которая характерна для популяции и биоценоза. Как популяции, так и локальные экосистемы, конечно же, не могут быть названы суперорганизмами хотя бы потому, что особи того же и разных видов являются пространственно обособленными. Индивидам и видам предоставлена куда большая свобода, чем органам или клеткам многоклеточного организма, и эту свободу они могут использовать для своих целей, что выражается в способности при любой возможности наращивать свою биомассу. Кроме того, как хорошо известно, в популяциях и сообществах отсутствует специальный аппарат для управления работой всей системы, управление если и имеется, то оно диффузное или пассивное, осуществляемое посредством простого взаимодействия индивидов и видов с образованием положительных и отрицательных обратных связей (Новосельцев, 1978; Лежачий, 1986, 2009).

На дарвиновский вопрос о том, почему примитивные формы жизни не могут быть вытеснены более организованными, сейчас уже можно ответить более определенно. Многие примитивные формы, будучи детритофагами, не только не конкурируют, но и находятся между собой в комплементарных отношениях, а с остальными функциональными группами сообщества даже связаны узлами мутуалистического типа.

Является ли этот ответ полным? Конечно же, нет, хотя бы потому, что он содержит только

функциональное объяснение, аналогичное тому, которое пытался найти Дарвин. Для того чтобы получить еще одно, причинное, описание, нам пришлось бы отправиться по оси времени назад (Лежачий, 1985). Кроме того, у нас еще нет ответа на вопрос, почему субординация функций получила именно такой вид – весьма жесткая в индивиду и сравнительно свободная, с пространственно обособленными индивидами и видами, в популяциях и сообществах соответственно.

О СИЛАХ, ПОДДЕРЖИВАЮЩИХ РАЗНООБРАЗИЕ ВИДОВ

Попробуем разобраться в том, какие более конкретные факторы препятствуют снижению разнообразия видов и генотипов. Один из наиболее легких путей – поискать взаимовыгодные союзы, кроме уже отмеченного непрямого мутуализма между детритофагами и остальными членами сообщества.

По-видимому, одним из самых распространенных типов непрямого мутуализма следует считать связь между организмами, принадлежащими к четным трофическим уровням, так же как и к нечетным. Да это и понятно, ведь связь вышестоящего уровня со смежным нижестоящим экологи называют односторонне антагонистическим и метят знаками минуса и плюса (– +), следовательно связь между четными (или нечетными) уровнями следует обозначить двумя плюсами и считать взаимно положительными. Существование непрямого мутуализма такого рода было не один раз показано и при помощи полевых экспериментов, например, путем реинтродукции волков в Йеллоустонский национальный парк, в результате чего восстановились популяции растений, до того сильно пострадавших от давления со стороны травоядных (Smith et al., 2003). Как говорится, волки – лучшие друзья растений. Иногда эффект такого рода называют трофическим каскадом (англ. trophic cascade). Но если так, то, вопреки доминирующим в современной экологии взглядам, положительные опосредованные связи буквально пронизывают все экологическое сообщество. Конечно же, эти связи цементируют сообщество и скорее поддерживают разнообразие видов, нежели ведут к их вытеснению.

Экологам хорошо известны и факты прямого мутуализма, их очень много, поэтому упомяну лишь наиболее известные: связь между растениями и опылителями; союз между растениями и грибами (микориза); растениями и бактериями, фиксирующими азот; растениями и распространителями

семян; грибами и водорослями (или цианобактериями, в теле лишайников); зооксантеллами и кораллами; расщепляющими целлюлозу и лигнин микроорганизмами и животными. С годами исследователи все больше убеждаются в том, что в той или иной степени положительные взаимоотношения связывают значительную часть, а может быть и все без исключения организмы Земли.

Относительно того, могут ли односторонне антагонистические связи типа “продуцент – фитофаг”, “жертва – хищник” и “хозяин – паразит”, обозначаемые как (– +), вести к снижению видового разнообразия, нам известно предостаточно. За последнюю сотню лет многое изменилось в нашем представлении, и сейчас знак минуса мы склонны рассматривать как указание на регуляторную, стабилизирующую, а не как безусловно антагонистическую связь. Если ограничиться только устоявшимися сообществами, виды которых имели достаточно времени для коадаптации, то господствует убеждение, что в них биофаги (фитофаги, хищники и паразиты) эксплуатируют свои пищевые ресурсы умеренно. Они изымают избыток потомков и ослабленных болезнями или старостью особей, лишь изредка посягая на “капитал”. Объясняется такая умеренность, скорее всего тем, что естественный отбор не поощряет не только “милостивые”, но и слишком агрессивные и вирулентные генотипы, ибо они часто ведут популяцию к исчерпанию ресурса (генетическая обратная связь – Pimentel, 1968; Ford, 1975). Второе, тоже правдоподобное и проверенное, объяснение такой умеренности состоит в том, что фитофаги и хищники могут переключаться с опустошенного ими же ресурса на другой, более обильный (Paine, 1966; Duggins, 1980; обзор см. Гиляров, 1990). В результате полное истощение ресурса случается редко и, кроме того, такое переключение не позволяет более сильным конкурентам среди потенциальных жертв вытеснить менее сильных, так что видовое разнообразие не может пострадать.

На вопрос, могут ли паразиты, включая и патогенные микроорганизмы, таким же образом поддерживать разнообразие жертв, ответить трудно. Многие паразиты являются генералистами, т.е. их трофическая ниша весьма широка и охватывает до нескольких десятков и даже свыше сотни хозяев (Woolhouse et al., 2001). Так что переключение в принципе возможно. Но есть подозрение, что генералистами можно считать лишь некоторые виды, а не многочисленные их варианты и экологические расы, они куда более специфичны. Переключение если и возможно, то только посредством микроэволюции (Woolhouse et al.,

2005). Кстати, она может идти неожиданно быстро, особенно в тех случаях, когда плотность популяции потенциального хозяина становится большой (Jones et al., 2008).

Что касается роли связей противоположного направления, от пищевых ресурсов к потребителям, то тут неясностей принципиального плана немного. Можно считать доказанным (Loxdale et al., 2011), что разнообразие биофагов во многом зависит от разнообразия ресурсов, т.е. биофаги дифференцированы в отношении пищевых ниш. Но, во-первых, монофагов в природе не так много, мало и таких, которые эксплуатируются всего одним потребителем. Об этом говорит и тот факт, что видовое богатство как фитофагов, так и паразитов намного превышает таковое для растений и хозяев соответственно. По некоторым оценкам (Novotny et al., 2006; Forister et al., 2015) фитофагов в природе может насчитываться до 2–3 млн видов, схожую цифру для паразитов указывают и паразитологи (Windsor, 1998). Каждый вид растений эксплуатируется по крайней мере несколькими видами фитофагов, то же самое можно сказать и о хозяевах и паразитах. Особенно узкая специализация фитофагов, в основном насекомых, наблюдается в тропиках (Forister et al., 2015).

Видовое богатство хищников, другой группы биофагов, куда меньше, скорее всего из-за сравнительно малой избирательности в отношении жертв (Loxdale et al., 2011). Тут хищником или плотоядным я называю, как это принято в экологии, все организмы, даже хищную амебу, которые умерщвляют жертву и проглатывают ее целиком или потребляют частично. Малая избирательность может быть в свою очередь обусловлена малым количеством энергии, поступающим к высшим трофическим уровням. Поэтому часто, особенно на суше, крупные хищники не могут довольствоваться жертвами, занимающими третий и четвертый трофические уровни, предпочитая питаться в основном травоядными. Конечно, сравнительная неизбирательность отнюдь не означает отсутствия разделения труда в этой функциональной группе животных. Это весьма тривиальные истины, и я не буду на них останавливаться.

Дифференциация видов по пищевым нишам особенно хорошо заметна и у детритофагов. Взаимоотношения видов в этом “функциональном царстве”, видимо, следует считать скорее комплексными, нежели чисто конкурентными. В мертвой органике имеется огромное количество разных веществ, большинство из которых в отсутствие высоко специфичных ферментов сохранились бы нетронутыми долгие годы. Поскольку

в природе все вещества обычно рециркулируют, даже там, где нет ни света, ни кислорода, соответствующие ферменты, видимо, имеются. Поэтому нас не должно удивлять поистине уникальное среди живых существ богатство катаболических путей, которым располагают потребители мертвой органики (Lengeler et al., 1999). Например, летом в глубоких озерах, в эуфотической зоне, обычно образуется немалое количество детрита планктонного происхождения, который медленно погружается вглубь (“детритный дождь”). Первыми, кто берется за потребление экссудатов еще в верхнем слое воды, бывают аэробные организмы, в основном бактерии и археи. При опускании твердых частиц детрита глубже, в район термоклина, он попадает к факультативным аэробным и таким же анаэробным микроорганизмам, которые разлагают детрит также и при помощи нитратов, более слабых окислителей. Еще глубже, где концентрация кислорода близка к нулю, эстафету перенимает гильдия, способная окислять органические соединения с помощью четырехвалентного марганца, еще более слабого окислителя. Ниже другие микроорганизмы проделывают то же самое с использованием трехвалентного железа, сульфатов и, наконец, на дне – при помощи углекислого газа и ацетатов, совсем уж немощных окислителей (Dodds, 2002). Схожее разделение труда обнаруживается и на суше, хотя тут в качестве окислителей используются главным образом кислород и нитраты.

И наконец, один из наиболее трудных вопросов, с которыми сталкивается теория биологического разнообразия, как объяснить мирное сосуществование продуцентов. А факты таковы: в одной капле озерной воды можно обнаружить несколько десятков видов фитопланктона; на участке дёрна, как установил Дарвин (1939, с. 56), “...размером в четыре фута на три, <...> обитало 20 видов растений, относившихся к 18 родам и 8 семействам, что доказывает, насколько эти растения между собой различались”. Сейчас эти и аналогичные факты мы часто сопровождаем эпитетами “парадокс планктона” и “парадокс луга”, подразумевая под ними несоответствие между фактами и принятой всеми теорией, точнее – принципом конкурентного исключения Гаузе. В отличие от Дарвина, мирное сосуществование 20 видов для нас уже не является доказательством того, “насколько эти растения между собой различались”. Скорее наоборот, они не должны сосуществовать, ибо их потребности (в свете, воде и биогенах) не то, что перекрываются – они скорее совпадают. А принадлежность их к разным родам и семействам нам ни о чем не говорит.

Наиболее легко удалось разрешить “парадокс планктона”. Экспериментальным путем было показано, что сосуществованию видов фитопланктона способствует изменчивость во времени концентрации биогенов (Sommer, 1984, 1996; Tilman, 1977) и/или освещенности (Flöder et al., 2002). Когда эта изменчивость в эксперименте была снята, разнообразие видов неизменно снижалось. Правда, оно снижалось, хоть и не настолько, и в пробах, подвергавшихся флуктуациям. Исследователи заключают, что падения разнообразия удалось бы избежать, если в лабораторных условиях можно было бы имитировать ту изменчивость концентраций всего набора биогенов, а также освещенности и добавок температуры, которая характерна для природной среды. Эти работы вроде бы убедили всех в том, что ниши у сосуществующих водорослей и цианобактерий все-таки не совпадают. Схожие эксперименты были проведены и с суммарным бактериобентосом озера (Upton et al., 1990). Был получен тот же вывод: при культивировании при стабильной температуре разнообразие видов резко снижается.

Гидробиологам давно известно явление, называемое сезонной сукцессией: с переходом холодного сезона в теплый преимущество при размножении переходит от холодолюбивых видов фитопланктона к более теплолюбивым. В результате суммарная биомасса фитопланктона и интенсивность фотосинтеза в течение вегетационного сезона колеблются в относительно небольших пределах. Конечно, эта реакция всегда запаздывает, поскольку получившим преимущество видам требуется время для наращивания численности. Более детальные исследования общего обилия фитопланктона показали (Aruga, 1965), что температурный оптимум для фотосинтеза следует за сезонными изменениями температуры воды. Этот результат достигается в основном благодаря разнообразию видов, а точнее – их дифференциальной репродукции. Такая же закономерность была выявлена и при работе с гильдией бактериобентоса (Tison et al., 1980): оптимальная для разложения органики температура летом достигала 22°C, а зимой, когда превалировали холодолюбивые виды, падала даже до 5°C. В этом случае реакция тоже запаздывала, температурный оптимум догонял изменившуюся температуру воды озера иногда только спустя полтора месяца. Несмотря на это, гильдии удавалось таким образом поддерживать свои функции на достаточно высоком уровне в течение всего года. К схожим выводам пришел и В.И. Романенко (1982) при исследовании бактериопланктона Рыбинского водохранилища. Эти наблюдения и эксперименты явно

говорили о том, что разнообразие видов является условием, благодаря которому гильдии способны подгонять свои оптимумы под условия среды.

Тут следует пояснить, что понимается под оптимумом и как он этими исследователями определялся. Оптимальными условиями экологи обычно считают такие, которые способствуют максимизации скорости прироста биомассы (если же оцениваются траты на выживание, измеряемые скоростью или интенсивностью дыхания, то оптимальной принято считать среду, при которой траты минимальны). В данных экспериментах через определенные интервалы времени забирались пробы воды или ила. Затем уже в лаборатории проба разбивалась на части, каждая из которых помещалась в другую температуру с тем, чтобы измерить ту или иную биологическую активность организмов. Обычно получают колоколообразную кривую “температура – активность”, проекция верхушки которой на ось температуры и представляет собой оптимум.

С “парадоксом луга” пришлось поработать куда больше, кроме того, к нему прибавился еще и “парадокс тропического леса” – ведь там разнообразие растений еще больше. Казалось, никогда не удастся выяснить, как на площади всего в 1 га могут произрастать до нескольких сотен разных видов деревьев. То, что Дарвину было “ясно”, нам таковым не кажется. Хотя было “ясно” совсем недавно – следует вспомнить хотя бы блестящие работы русских геоботаников и фитоценологов: Г.Ф. Морозова, В.Н. Сукачева, В.В. Алехина, Л.Г. Раменского, Т.А. Работнова и некоторых других. Еще в первой половине прошлого столетия эта плеяда ученых установила тесную привязанность растений к особенностям мест их произрастания. Так, например, появились экологические шкалы Л.Г. Раменского (1956) и Д.Н. Цыганова (1983), из которых следует, что сосуществующие на одном и том же участке виды растений все-таки различаются по своей реакции на температуру, освещение, а также на свойства почвы: влажность, кислотность, обогащенность азотом, степень гранулированности и аллювиальности. Трудно найти в природе два идентичных по своим нишам вида растений, хотя эти различия часто носят не качественный, а тонкий количественный характер. Наряду с этими в геоботанике до сих пор используются и другие аналогичные шкалы, например, составленные Эллиенбергом (Ellenberg, 1974).

На западных экологов, однако, большее влияние оказали работы школы, возглавляемой Р. Уиттекером (1980). Изучая в природных условиях распределение видов растений по градиентам среды, он

пришел к выводу, что (с. 125) “...каждый вид распределен по-своему, в соответствии со своими генетическими, физиологическими и связанными с жизненным циклом характеристиками, и по-своему относится как к физическим факторам среды, так и к другим видам”. Выходит, нет и двух видов с одинаковыми потребностями, нишами. Эти выводы нашли подкрепление в последующих работах других авторов. Среди них выделяется серия продолжительных полевых экспериментов с растениями прерии, выполненных группой, возглавляемой уже упомянутым Тильманом. Вот некоторые выводы, которые следуют из его “стохастической теории ниши” (Tilman, 2004):

стабильно сосуществующие растения прерии не только конкурируют между собой, но и дополняют друг друга. Благодаря дифференциации ниш и комплементарным отношениям, богатые видами делянки более полно используют ресурсы и достигают большей суммарной биомассы по сравнению с монокультурами; кроме того, суммарная биомасса более разнообразных посевов отличается и большей устойчивостью из года в год, несмотря на изменчивость климатических условий (Tilman, Downing, 1994; Tilman et al., 2001);

стабильное сосуществование растений прерии объясняется тем, что среди них нет видов, которые были бы лучше других приспособлены как к расселению, так и к укоренению и росту. Более сильные конкуренты обычно отличаются слабо выраженной способностью к расселению. И наоборот, менее сильные конкуренты способны статистически быстрее расселиться и занять свободное пространство, после чего новым пришельцам вклиниться в уже собранную гильдию бывает трудно из-за дефицита лимитирующих ресурсов (Rees et al., 2001; Tilman, 2004, 2015);

каждый вид имеет свою комбинацию предпочитаемых и лимитирующих условий: освещенности, концентрации того или иного биогена в почве, pH, влажности, температуры. Поэтому мирно сосуществовать в гетерогенной во времени и/или пространстве среде без опасности вытеснения могут сотни видов (Tilman et al., 1997).

Что касается первого из этих выводов, то он у многих вызвал несогласие. Дело в том, что примерно с 1974 г. экологи-теоретики, опираясь на результаты математического моделирования, указывали на отрицательную связь между разнообразием видов, с одной стороны, и функциональной стабильностью экосистем – с другой, хотя до того господствовало противоположное мнение. Мало нашлось бы в экологии тем, по которым велись

бы такие же бурные и продолжительные дебаты. И только в последние годы наметилось возвращение к исходной версии, теория наконец пришла к согласию с эмпирическими данными (Yachi, Loreau, 1999; Hooper et al., 2005).

Правдоподобность другого, последнего из выводов, сделанных Тильманом, явствует из следующего подсчета. Пусть на каждой из осей многомерной ниши (например, освещенность, концентрация азота в почве, рН, влажность и температура) могут сосуществовать до трех видов с расходящимися оптимумами и пессимумами. Тогда максимально возможное общее число сосуществующих видов будет равно $3^5 = 243$. Так что, как утверждает и Тильман, нас не должно удивлять многообразие растений в природе, тем более что число размерностей ниши на деле может оказаться больше пяти. Конечно, это чисто теоретические аргументы, проверить которые на практике трудно. Так или иначе, но Тильман полагает, что даже то удивительное разнообразие растений, которое наблюдается в тропиках, может найти вполне обоснованное и логичное объяснение в рамках его теории. Детальные исследования особенностей ниш совместно произрастающих деревьев тропических лесов, проведенные в последние десятилетия (Davies et al., 1998; Baldeck et al., 2013), скорее подтверждают эти слова, нежели опровергают.

Следует отметить, что полевые эксперименты, проведенные Тильманом, отличает исключительная корректность и аккуратность, и это не может не впечатлять. Впрочем, как и весьма элегантная математическая интерпретация. Однако впечатляет не всех. Например, автора нашумевшей “нейтральной теории биологического разнообразия” (Hubbell, 2001). Согласно этой теории, видовое богатство и распределение организмов в пространстве определяет случай, скажем, капризное направление ветра или дождевых потоков, разносящих семена, появление новых видов и исчезновение старых, “чисто случайные” колебания численности. Во-вторых, сосуществующие виды не конкурируют и не дополняют друг друга, их ниши не различаются, а те различия, которые мы видим, несущественны и никак не могут влиять на распределение в пространстве. Свои утверждения автор подкрепляет весьма простыми математическими моделями. Итак, различия между позициями Тильмана и Хаббелла сводятся к тому, что первый признает влияние как случая, так и ниши, второй же признает только случай.

Здесь нет места для более пространной оценки аргументов, выдвигаемых Хаббеллом. Отмечу лишь, что, на мой взгляд, эти аргументы вряд ли

и заслуживают пространного обсуждения ввиду их явной абсурдности. Одно то, что они игнорируют почти весь опыт, накопленный экологами за последние сто лет, может насторожить любого здравомыслящего человека. Несмотря на это, “нейтральная теория биологического разнообразия” до сих пор имеет немалое число сторонников. Следует, однако, признать, что она совершенно обоснованно привлекла внимание исследователей, не исключая Тильмана, к стохастике – в динамике сообществ случай тоже играет определенную роль (Fargione et al., 2003).

И все-таки разнообразие деревьев в тропическом лесу такое огромное, что некоторые исследователи для объяснения его считают необходимым привлечь не только разнообразие абиотической среды, но и еще одну группу факторов – фитофагов и патогенные микроорганизмы. Здесь имеется в виду гипотеза Джанзена–Коннелла (Janzen, 1970; Connell, 1971). Она предсказывает, что для отдельных проростков определенного вида деревьев шанс дорасти до зрелости выше, если по соседству нет растений того же вида. Дело в том, что фитофаги и поражающие растения патогенные микроорганизмы в тропиках высоко специализированы, кроме того они еще и малоподвижны. Вот почему тропические деревья того же вида растут не скоплениями, а на немалом расстоянии друг от друга. Ясно и другое: фитофаги и патогены таким образом способствуют поддержанию видового разнообразия тропических растений, ибо с увеличением плотности популяций конкурентоспособных видов должна образоваться сильная отрицательная обратная связь в виде потребителей. Проверить эту гипотезу долго не удавалось, и только в последние годы начали появляться подкрепляющие ее экспериментальные данные (Mangan et al., 2010; Bagchi et al., 2014; хотя см. Comita et al., 2010). И еще: в ходе этих экспериментов все-таки выяснилось, что Хаббелл прав хотя бы в том, что ниши сосуществующих тропических растений сильно перекрываются, и без регулирующего действия потребителей их разнообразие скорее всего снизилось бы.

РАЗНООБРАЗИЕ ГЕНОТИПОВ КАК ПРОЯВЛЕНИЕ ЕЩЕ БОЛЕЕ ТОНКОГО РАЗДЕЛЕНИЯ ТРУДА?

Можно выделить следующие внутривидовые таксоны: подвиды (вариететы, разновидности), экотипы (экологические расы), биотипы (морфы, штаммы, генотипы). Ввиду того что этим таксонам невозможно дать строгое определение с указанием ясных критериев отличий, дальше я буду

употреблять в основном лишь понятие “разнообразие генотипов”, подразумевая под этим всякие генетически обусловленные различия между членами одной популяции. Иногда как синоним я буду использовать другое привычное для генетики слово “полиморфизм”, хотя в более узком смысле оно часто используется только для обозначения различий качественного характера (например, цвета тела).

Что касается подвидов и экотипов, то объяснить их разнообразие не представляет большого труда. Принято считать, что оно есть прямое следствие гетерогенности среды в пределах ареала вида. Например, у обыкновенной сосны на территории Евразии нашли семь подвидов и по крайней мере несколько десятков климатипов. Как показали эксперименты по реципрокной трансплантации, эти климатипы отличаются друг от друга реакцией на температуру и/или влажность (Rehfeldt et al., 2002). Причем, как правило, лучше всего они растут в своем родном местообитании. Схожие результаты были получены и в экспериментах с некоторыми другими видами.

Нет никакого сомнения в том, что в природе подвидов и экотипов, не говоря о еще более мелких таксонах, насчитывается куда больше нежели видов. Не будет большой ошибки в утверждении, что каждая особь у видов, размножающихся половым путем, генетически уникальна. Некоторое время этот факт нас почему-то не удивлял. Может быть, мы полагали, что эти различия между особями индифферентны, нейтральны по отношению к условиям среды, к естественному отбору? Может, думали, что и люди тоже в своем большинстве одинаково хорошо приспособлены (все – разные, но все они – “дикие” генотипы), за исключением явных мутантов?

Примерно полвека тому назад произошел истинный переворот в нашем мышлении, мы начали осознавать, что естественный отбор может не только уменьшать разнообразие, каждый раз оставляя всего один, “дикий”, генотип – он часто делает как раз обратное, “разделяет труд” между разными генотипами. Но перед тем как начать обсуждать конкретные данные на этот счет, необходимо сказать пару слов об экологической генетике, той дисциплине, которая взылась за решение проблемы полиморфизма. Истоки ее можно найти еще в первой половине прошлого столетия в работах Г. Турессона, С.С. Четверикова, Н.П. Дубинина, М.А. Розановой, Е.Н. Синской, Д.Н. Кашкарова, С.М. Гершензона, Ф. Добржанского, Э. Форда, М.М. Камшилова и других. Однако истинным прорывом стало внедрение в популяционную

генетику метода электрофореза ферментов, произошедшее в 1960-х годах. Тогда же появилась и знаменитая монография Левинса (Levins, 1968), а также материалы симпозиума, организованного Левонтином (Population biology ..., 1968).

Определенную роль в появлении экологической генетики сыграли и теоретические работы, обосновывающие идею о том, что генетическое разнообразие может поддерживаться изменчивостью среды в пространстве и/или во времени (Levene, 1953; Dempster, 1955; Haldane, Jayakar, 1963; Levins, 1968; Chesson, 2000; Barot, Gignoux, 2004). Если адаптивная ценность генотипов зависит от особенностей среды, значит, для любого генотипа из постоянно существующих всегда найдется среда, субниша, в которой он будет защищен от вытеснения.

В целях проверки этих положений были проведены сотни работ с использованием большого количества разных видов животных и растений. Вдруг выяснилось, что популяции многих видов чрезвычайно генетически мозаичны, причем очень часто обитающие рядом субпопуляции животных отличаются друг от друга в не меньшей степени, чем географически удаленные популяции того же вида (Гершензон, 1946; Jones et al., 1977; Clarke, 1978; Коуэн, 1981; Кирпичников, Муске, 1981; Бергер, Сергиевский, 1986). Схожие результаты были получены и на растениях (Bradshaw et al., 1965; Hamrick, Allard, 1975; Teramura et al., 1981). Причиной таких различий между генофондами субпопуляций, как считают авторы, могут быть только различия в условиях среды: освещенности, характера грунта или дна, влажности, солености, pH, температуры, состава пищи или др. Иногда наличие причинной связи между конкретным фактором среды и генотипом удавалось подтвердить при помощи эксперимента.

С целью проверки предположения о том, что генетический полиморфизм с изменчивостью среды связан причинной связью, было проделано несколько лабораторных экспериментов с использованием природных популяций дрозофилы (McDonald, Ayala, 1974; Powell, Wistrand, 1978). Организмы выдерживались в течение многих недель либо при постоянных, либо при меняющихся во времени и/или пространстве условиях (однообразный или меняющийся рацион, постоянная или меняющаяся температура среды, тот же или разный субстрат). В конце опыта выборки исследовались на полиморфизм белков по целому ряду локусов. Вывод получился следующий: постоянные условия резко снизили генетическую изменчивость. Эти опыты можно назвать критическими в том смысле, что они должны были дать однозначный

и убедительный ответ на поставленный вопрос. Такого рода эксперименты с аналогичной целью, как было отмечено выше, были проделаны и с гильдиями видов, вывод и тогда был аналогичен.

Важно отметить, что наблюдения и полевые эксперименты с растениями часто были куда более информативны, нежели с животными. Дело в том, что, как уже говорилось, особи многих животных уникальны, каждый генотип представлен одним экземпляром, поэтому статистически достоверные различия в адаптивных ценностях генотипов уловить почти невозможно. Со многими растениями проще, ибо их можно клонировать, полученный клон разделить и вернуть на родной участок, или посадить в чужой, где произрастает, возможно, другой генотип (реципрокная трансплантация). Таким путем было, в частности, показано, что в большинстве случаев адаптивная ценность каждого генотипа выше всего в “родном” участке (Antonovics, 1976; Ennos, 1983, 2001; Bell, 1987, 1996; Linhart, Grant, 1996; Mitton, 1997; Nevo, 2001). Привязанность генотипов к “своей” среде подчас сохранялась из года в год вопреки постоянному обмену генами между субпопуляциями. Нас не должен удивлять тот сравнительно большой генетический груз, который присущ растениям.

Как выяснилось, генотипы многих животных рассредоточиваются в пространстве тоже отнюдь не случайным образом, но их обладатели, в отличие от растений, проявляют способность активно отыскивать в пространстве те субниши, в которых их адаптивная ценность выше (Powell, Taylor, 1979). Такая способность (англ. *intraspecific habitat choice*) обнаружена у водяного ослика, моллюсков *Littorina mariae*, березовой пяденицы, дрозофилы и некоторых других видов. Вполне возможно, что даже разные генотипы организмов, проявляющих таксисы, способны искать и находить более подходящую для себя среду, каждый – свою. В результате у подвижных организмов генетический груз обычно не бывает большим.

Предположение теоретиков о том, что разнообразие генотипов может поддерживать и изменение среды во времени, получил поддержку в явлении так называемого сезонного отбора. Оно было открыто Ф.Г. Добржанским еще в сороковые годы прошлого столетия, однако в деталях исследовано сравнительно недавно (King, 1972; Гуравичюте и др., 1989; Niklasson et al., 2004; Ananina et al., 2004). Суть этого отбора состоит в том, что в течение года колеблется частота генотипов, кодирующих ту или иную реакцию на сезонные изменения условий среды, в основном температуры и освещенности. Например, замечено, что весной

размножаются преимущественно холодолюбивые генотипы коловороток и дафний, но с потеплением начинают преобладать более теплолюбивые особи (King, 1972; Гуравичюте и др., 1989). Есть все основания предполагать, что и при сезонном отборе идет процесс подгонки оптимумов, на этот раз популяционных. Конечно, такая реакция популяции возможна и “целесообразна” только для тех организмов, время генерации которых не превышает двух – трех недель (Гуравичюте и др., 1989; Lekevičius, Loreau, 2012). Неудивительно, что сезонный отбор обнаружен у коловороток, мелких ракообразных, дрозофил и некоторых других насекомых, но не у растений или позвоночных.

В популяции березы *Betula pendula* были обнаружены условно теплолюбивые и холодолюбивые генотипы (Kelly et al., 2003). Причем выяснилось, что их судьба решается в стадии укоренения: в более теплые годы успешнее укореняются теплолюбивые особи, а в более холодные – холодолюбивые. Уже укоренившиеся проростки легко переносят менее благоприятные для них годы, так что из года в год меняется только генетическая структура на уровне когорт (возрастных групп). Тем не менее заключают авторы, этого вполне достаточно для поддержания генотипической гетерогенности популяции.

Рассуждая чисто теоретически, аналогичное сезонному отбору явление может наблюдаться и у деревьев при условии, что колебания среды имеют не годичный, а многолетний период. Подсчитано, что он должен составлять не менее 1000 лет (Lekevičius, Loreau, 2012). Некоторые климатологи (например, Pielou, 1991) в голоцене усматривают весьма значительные осцилляции температуры с периодом именно такого порядка. Палинологи, исследующие голоцен, со своей стороны говорят о существенных сдвигах в видовом составе растений, а также о том, что редкие в одно время формы становились широко распространенными в другое, после чего они менялись ролями. Однако нам не известно, происходили ли при этом перестройки генофондов. Если происходили, что весьма вероятно, то тут мы имеем дело с многолетним отбором (англ. *multi-year selection* – Lekevičius, Loreau, 2012). Он в принципе может быть ответствен за сохранение генетического многообразия у видов, отличающихся продолжительным временем генерации.

На вопрос, способна ли не только абиотическая, но и биотическая гетерогенность среды поддерживать разнообразие генотипов, скорее всего следует ответить утвердительно. Об этом говорят, например, тщательные наблюдения и анализ

взаимоотношений между полиморфизмом желтой сосны по монотерпенам и разнообразием генотипов у одного вида вредителей из подотряда кокцидовых (Edmunds, Alstad, 1978). Резистентные к одному монотерпену особи оказались чувствительными к действию другого, производимого другим деревом того же вида. В результате в системе “ресурс—потребитель” устоялась весьма тонкая специализация. Она, можно думать, в чем-то аналогична взаимоотношениям в системе “растение—паразит”, когда гену устойчивости у растения противостоит ген вирулентности у паразита (гипотеза “gene-for-gene” — Sidhu, 1975).

Имеется некоторое основание думать, что полиморфизм у насекомых-фитофагов может поддерживаться не только разнообразием особей вида, употребляемого в пищу, но и разнообразием самих видов потенциальных кормовых растений. Об этом говорят не только уже упомянутые опыты на дрозофиле (McDonald, Ayala, 1974; Powell, Wistrand, 1978), но и результаты многочисленных опытов, в которых насекомым предлагалось не совсем привычное для них пищевое растение (Камшилов, 1961). Несмотря на подчас значительную гибель, насекомые, как правило, довольно быстро осваивали необычный ресурс. Как объясняет М.М. Камшилов, да и сами экспериментаторы, это говорит о наличии в природных популяциях насекомых большого разнообразия и способности использовать редкие генотипы для того, чтобы при надобности можно было переключиться с одного вида растений на другое. Выше было подчеркнуто, что видам насекомых, особенно тропическим, свойственны весьма узкие пищевые ниши. Вероятно, у отдельных особей они еще уже. Конечно, это относится не только к насекомым.

Полиморфизм, видимо, может поддерживаться и изменчивостью в давлении конкурентов. Полевые опыты показывают, в частности, что адаптивная ценность генотипа растений — *Trifolium repens* (Turkington, Harper, 1979), *Erodium* (Martin, Harding, 1981), *Taraxacum officinale* (Vavrek, 1998), *Ranunculus repens* (Prati, Schmid, 2000) — во многом зависит от присутствия или отсутствия конкурирующих видов, а также от видового состава фитоценоза, в который этот генотип волей случая попадает. Разные генотипы предпочитают разные фитоценозы, и их приспособленность обычно падает после их пересадки в “чужой” ценоз. Видимо, какую-то часть того огромного по масштабам генетического груза, который присутствует у растений в каждой генерации, следует отнести именно к несоответствию биотического окружения запросам семян и проростков.

Существуют неплохие доказательства того, что полиморфизм могут поддерживать даже колебания численности собственной популяции. Так, в изреженной популяции одуванчиков преимуществом пользуются одни клоны, а при большой плотности популяции — другие (Sukatshev, 1928). Позже такое же явление наблюдали другие ботаники (Antonovics, Levin, 1980). Более того, разные особи растений того же вида, взятые из того же места обитания, при совместном выращивании в контролируемых условиях оказывают друг на друга меньшее отрицательное воздействие, нежели взятые из разных мест обитания (Allard, Adams, 1969). Аналогичные работы были проделаны и на животных (Birch, 1960; Chitty, 1967; Pimentel, 1968; Krebs, 1978; обзор Ford, 1975). Результат был тот же. Такого рода разнообразие генотипов стали называть r—K полиморфизмом, ибо одни генотипы (r) быстро размножаются, но являются менее конкурентоспособными, в то время как другие (K) обладают противоположными качествами и поэтому доминируют при большой плотности. Этот полиморфизм, следовательно, должен играть роль буфера в колебаниях численности популяции. Были получены некоторые прямые доказательства существования данного явления (Гречаный и др., 1986).

На то, что полиморфизм, выступая как буфер, может играть важную роль в динамике численности, в своих ранних работах указывал еще Форд (Ford, 1975). По его мнению, усиление давления со стороны неблагоприятных факторов среды (например, хищников и паразитов, резкого ухудшения климатических условий) должно вести к преимущественной гибели более чувствительных особей. Оставшиеся особи, будучи более устойчивыми, тормозят дальнейший спад численности. И, наоборот, при возобновлении благоприятных внешних условий преимуществом при выживании и размножении пользуются чувствительные генотипы, что в перспективе должно вести к большей ранимости популяции. На этом основании была построена и гипотеза генетической обратной связи (Pimentel, 1961, 1968). Согласно ей полиморфизм может выступать не только в качестве буфера численности, но и как гарант сосуществования конкурирующих видов, при условии наличия полиморфизма в обеих взаимодействующих популяциях. Предполагается, что когда один из видов становится обильным, идет отбор на повышение внутривидовой конкурентоспособности. При этом второй вид подвержен отбору на сопротивление межвидовой конкуренции. В результате первый вид постепенно теряет преимущество, и виды меняются ролями. Это ведет к непрекращающимся

осцилляциям как численности, так и генетической структуры обоих видов. Данная гипотеза получила некоторую поддержку в серии экспериментов, проведенных автором и его сотрудниками, на комнатной и падающей мухах.

Обобщая все нам известное относительно сил, поддерживающих разнообразие генотипов, можно с немалой долей уверенности утверждать следующее. Во-первых, в поддержании полиморфизма, похоже, участвуют все или почти все компоненты экологической ниши:

изменчивость физических условий, как во времени, так и в пространстве;

разнообразие пищевых ресурсов, а также их обилие;

изменчивость давления со стороны конкурентов и потребителей.

Нет никакого сомнения в том, что норма реакции на воздействие среды у полиморфной популяции шире, чем у любого из ее генотипов. А это в свою очередь означает следующее: разнообразие генотипов есть еще одна, более тонкая по сравнению с разнообразием видов форма разделения труда или специализации. Кроме того, более широкая норма реакции скорее всего указывает на то, что полиморфизм увеличивает экологическую валентность (она же – приспособляемость, пластичность) вида.

Ввиду того что среда изменчива (как во времени, так и в пространстве), ни один из специализированных в отношении среды генотипов не может пользоваться абсолютным и перманентным преимуществом перед другими, что и объясняет факты продолжительного сосуществования разных генотипов. Утверждение о некоем “диком” генотипе, который якобы только и должен превалировать в популяции, следует пересмотреть.

И наконец, есть основание рассматривать генофонд природных популяций как хранилище информации о наиболее вероятных условиях среды, с которыми могут столкнуться члены популяции в пределах своего ареала. Конечно, эта информация является результатом действия естественного отбора, она отражает лишь события, случившиеся в прошлом, и должна оказаться недостаточной при необычных сдвигах среды.

Завершая обсуждение данной темы, есть смысл сказать пару слов о, на мой взгляд, странной судьбе, постигшей экологическую генетику. Ее расцвет приходится на промежуток между 1966-м и примерно 1990-м годом. Читатель об этом может судить и по использованным мною литературным

источникам. Далее последовал спад интереса к роли разнообразия генотипов и механизм его поддержания, который продолжается и поныне. Правда, экологическая генетика как дисциплина существует до сих пор (Conner, Hartl, 2004), но ее содержание и проблематика в корне изменились. Ее представители сейчас предпочитают пользоваться новейшими методами молекулярной биологии, сконцентрировав свое внимание в основном на полиморфизме ДНК. И хотя эту область часто называют также и молекулярной экологией, как раз экологии, как мне кажется, ей и не достаёт. Скорее, наоборот, она сдвинулась в сторону традиционной популяционной генетики, стала ее частью, переняла даже ее методологию (например, страстное увлечение математическими моделями и недостаточное внимание к полевым наблюдениям и таким же экспериментам). Жаль, что поистине впечатляющие достижения классической версии экологической генетики почти не отразились и на теории современной экологии (Begon et al., 2006). Наподобие “Титаника” в небытие ушла огромная некогда процветавшая дисциплина с сотнями ее создателей и приверженцев. Я затрудняюсь объяснить такое положение дел и часто ловлю себя на мысли, что такие странные выражения, к сожалению, почему-то возможны лишь в истории нашей, биологической, науки, но никак не физики, химии или математики.

О ВЗАИМОДЕЙСТВИИ РАЗНЫХ ТИПОВ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В ПРОЦЕССАХ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ

До сих пор речь шла только о разнообразии видов и генотипов. Но существует еще и разнообразие генов, биологических макромолекул, субклеточных структур, клеток, тканей, органов, а также метаболических путей. Я не буду обсуждать вопрос, какие силы поддерживают этот класс многообразия, ибо ответы на них вроде бы ясны каждому из нас. Весьма много мы знаем и о роли этого разнообразия в процессах приспособления к изменчивым условиям среды (см. обзоры Хочачка, Сомеро, 1988; Лархер, 1978, а также новейшие учебники по экологической биохимии и физиологии). С учетом того что говорилось в предыдущих разделах, можно заключить, что сегодняшняя биология знает по крайней мере четыре типа механизмов адаптации:

индивидуальные (фенотипическая пластичность);

популяционные (обратимые перестройки генофонда);

ценоотические (типа сукцессии);

эволюционные, или генетические (необратимые перестройки генофонда).

Не вызывает сомнения то, что эти механизмы каким-то образом взаимодействуют. Однако на это официальная биология ответа не дает, да и вопроса такого, насколько мне известно, не поднимает. Ясного и скорого ответа не от кого ждать хотя бы потому, что биологи, в отличие, скажем, от физиков, “болезнью” всеобъемлющего теоретического синтеза не страдают.

И все-таки кое-какие сдвиги наметились и в этом направлении. Одним из первых, кто попытался в теории связать биологическое разнообразие со стабильностью функций, видимо, был Эшби (Ashby, 1956). Имеется в виду его “закон необходимого разнообразия” (англ. law of requisite variety), согласно которому гомеостаз в системе может быть сохранен только в том случае, если разнообразие ответных реакций равно или превышает то разнообразие, которое характерно среде. Одно разнообразие должно уничтожить другое, только таким образом и можно стабилизировать существенные переменные, такие как концентрация глюкозы или кислорода в крови. Иначе говоря, гомеостаз может быть достигнут только при условии, что специфическим образом и подчас весьма значительно меняются другие переменные, которые Эшби называет вспомогательными.

Эти идеи позже были развиты в монографии Конрада (Conrad, 1983), название которой говорит само за себя: “Адаптивность: важность изменчивости от молекул до экосистемы”. В отличие от Эшби, он уже говорит о гомеостазе популяций и сообществ, не только организма. Свою теорию автор строит с использованием некоторых уравнений из теории информации и называет ее иерархической теорией адаптивности. Согласно ей в приспособлении экосистем к изменениям условий среды участвуют такие типы биологического многообразия: видовое разнообразие, разнообразие трофических цепей, изменения численности особей, их перемещение в пространстве, пластичность на уровне особи (онтогенетическая, физиологическая, морфологическая и поведенческая) и, наконец, генетическая изменчивость. Разнообразие ответных реакций экологического сообщества складывается из репертуаров поведения, свойственных всем уровням организационной иерархии, составляющим ценоз. Правда, автор, как мне показалось, весьма бегло останавливается на эмпирике. Например, он ничего не говорит о полиморфизме и об обратимых перестройках

генофонда как способе приспособления популяции. Но в целом его монографию следует расценивать как истинный прорыв в этой области, из ряда вон выходящий шаг к синтезу биологического знания.

Весьма успешные усилия в этом направлении были сделаны и советскими учеными (Lekevičius, 2011). Имею в виду в первую очередь две статьи Г.Л. Шкорбатова (1971, 1982). Их можно расценивать как страстный призыв, обращенный ко всем биологам, строить “общую теорию адаптации”. Под ней он понимает примерно тот же круг тем и те же механизмы приспособления, которые фигурируют и у Конрада, хотя на его статьи и не ссылаются. Однако он пишет, что будущая теория должна главным образом заняться вопросом, как все эти механизмы взаимодействуют. Несколько позже появилась еще одна достаточно объемная работа Э. Лекавичюса (1986), в которой как раз и сделана попытка смоделировать взаимодействие всех негенетических механизмов приспособления, а также показать их связь с генетическими (эволюционными) механизмами. Эта монография так и называется: “Элементы общей теории адаптации”. Некоторые весьма ценные высказывания и советы по поводу такого рода синтеза были сделаны И.А. Шиловым (1988). Примечательно, что контуры будущей теории он представлял себе почти так же, как и три других автора. Причем их работы, как явствовало из использованных им источников и позже состоявшихся личных бесед со мной, И.А. Шилову в то время не были известны. Далее я буду опираться в основном на свою монографию и только при надобности укажу на более свежие источники или на работу Конрада. Однако сразу же необходимо отметить, что общая теория адаптации (ОТА) не является альтернативной по отношению к иерархической теории адаптивности (ИТА) Конрада, хотя она весьма существенно видоизменяет, дополняет и детализирует последнюю.

Один из главных результатов, к которому приводит как ИТА, так и ОТА — положение о том, что индивидуальные механизмы адаптации входят в состав популяционных, а те в свою очередь являются частью биоценоотических. Следовательно, когда мы наблюдаем, скажем, многолетнюю сукцессию растений или сезонную сукцессию фитопланктона, то можем быть почти уверены, что при этом внутри многих или даже всех видовых популяций происходит и сезонный отбор, а также перестраивается физиология и биохимия особей. Более того, индивидуальные механизмы выступают как способы наиболее тонкой подгонки популяционного и биоценоотического оптимумов. Они также

выступают как первые линии обороны на пути стрессового воздействия к существенным переменным экосистемы (круговороту веществ и суммарной биомассе).

ОТА рассматривает приспособление как процесс подгонки оптимумов в выше отмеченном смысле. При очередном изменении условий среды одни структуры (ферменты, генотипы или виды) оптимум теряют, другие его приобретают. Первые перестают мультиплицироваться и/или разрушаются, вторые увеличиваются в числе. С возвращением к прежним условиям картина меняется на противоположную. Однако подгонка оптимумов требует времени, а среда может поменяться опять, так что процессы адаптации в природе редко когда завершаются. Так что в определенный момент времени или в определенной точке пространства организмы используют только часть имеющихся у них структур. Эти резервные структуры называют функциональными аналогами, или эквивалентами. По отношению друг к другу они комплементарны, о них в основном и шла речь в предыдущих разделах.

Приобретшие оптимум структуры мультиплицируются, а соответствующие функции усиливаются. Если говорить о гене и геномном продукте, ферменте, то его активность может быть усилена до астрономической величины следующим образом:

- путем транскрипции и трансляции,
- при увеличении числа копий данного фермента на клетку,
- за счет митоза клеток, несущих фермент,
- путем увеличения численности особей, несущих данный фермент,
- путем видообразования, диверсификации.

Это положение носит название принципа усиления генетической информации. В несколько упрощенной форме он впервые был сформулирован, как мне кажется, Н.В. Тимофеевым-Ресовским. Таким образом, в усилении, как и в подавлении активности, участвуют все механизмы адаптации. Тут необходимо помнить и другое: все извлеченные из резерва и усиленные функции по необходимости должны быть хотя бы грубо подогнаны друг к другу, коадаптированы. Поэтому при изменении среды неизбежно должны образоваться два центра притяжения – сам внешний агент и внутренняя среда. Конечно, требование быть одновременно не только адаптированным, но и коадаптированным, затрудняет весь процесс.

Конрад (Conrad, 1983) ввел принцип компенсации способов приспособления. Он состоит в том,

что одни организмы пользуются преимущественно одними способами приспособления, в то время как у других более развиты другие способы; однако, несмотря на это, и те, и другие являются одинаково хорошо приспособленными. Скажем, высшие животные имеют слабо выраженную эволюционную пластичность, зато у них очень развиты индивидуальные механизмы приспособления. Микроорганизмы обладают противоположными качествами: они могут очень быстро перестроить генофонд и эволюционировать, но им недостает фенотипической пластичности. Кроме того, показано (Lekevičius, Logeau, 2012), что сосуществующие в лесах деревья и крупные животные, с одной стороны, и микроорганизмы почвы – с другой, в процессе приспособления к сезонным явлениям пользуются совершенно разными способами. Первые при этом могут использовать только фенотипическую пластичность, в то время как гильдии микроорганизмов приспособляются при помощи всех трех способов негенетической адаптации. А конечный результат у тех и других в принципе будет тот же – выживание и соответствующие сдвиги оптимумов, да и пессимумов тоже.

Одно из центральных понятий в ИТА и ОТА – это адаптивность, или приспособляемость. В ОТА она оценивается по границам пластичности и по скорости адаптации. Первый показатель можно определить по тому, в каких пределах на оси градиента условий среды могут передвигаться обе пессимальные точки колоколообразной кривой толерантности (экспериментально кривые толерантности строятся путем перемещения организмов в разные условия и безотлагательно измерения биологической активности, что исключает возможность осуществления адаптивных перестроек). В таком случае другой показатель, скорость адаптации, оценивают путем измерения скорости передвижения кривой толерантности. Легко заметна следующая закономерность. Индивидуальные механизмы адаптации, особенно поведенческие и биохимические, работают быстрее других. Быстрота их работы зависит в основном от скорости синтеза макромолекул, а также скорости митоза. Популяционные и биоценологические механизмы куда менее подвижны, так как лимитируются в основном временем генерации и плодовитостью. Как известно, скорость эволюции ограничивается еще и частотой благоприятных мутаций. А в отношении границ пластичности, другого показателя адаптивности, эти механизмы выстраиваются в обратной последовательности: кривую толерантности, как и точку оптимума, отдельно взятый организм может передвигать

в сравнительно узких пределах, которая определяется его нормой реакции. В то же время эволюция открывает возможность приспособиться практически к любым условиям. Популяционные и биоценотические способы в этом отношении занимают промежуточную позицию.

Что касается степени приспособления (англ. *adaptedness*, не путать с близким по смыслу понятием приспособленности, англ. *fitness*, как она понимается в популяционной генетике), то некоторая неясность сохраняется до сих пор. Поскольку в ОТА приспособление понимается как процесс подгонки индивидуальных, популяционных и биоценологических оптимумов, следует выяснить, что подразумевается под словом “оптимум”. Иначе говоря, следует уяснить, каковы у земной жизни целевые функции. Вкратце представленные выше эмпирические данные говорят о том, что такой функцией скорее всего является поддержание как можно большей суммарной биомассы — как биоценоза, так и отдельных видовых популяций. В конечном итоге — и биосферы в целом. Если так, то процессы адаптации должны сопровождаться снижением энергетических и материальных трат на дыхание, т.е. на поддержание жизнеспособности биомассы. Тенденция наращивания суммарной биомассы прослеживается, как известно, и в эволюции (Simpson, 1969; Wicken, 1980), она характерна даже для эволюции массы тела. Все-таки этот вопрос достаточно сложен, чтобы мы удовлетворились таким весьма простым ответом, не вникнув в него более глубоко. Но на данный момент он мне кажется наиболее подходящим из тех, которые обсуждались теоретиками (подробнее см. Лекавичюс, 1986; Lekevičius, 2011).

Наконец, мы можем попробовать дать ответ и на вопрос, почему земная жизнь не стала суперорганизмом по образу мыслящего океана из “Соляриса”. Рассуждая отвлеченно, такой суперорганизм скорее всего был бы весьма эффективен в своем функционировании, ибо не расходовал энергию и вещество на конкурентную борьбу. Да и бороться не было бы надобности, так как отсутствовало бы как разнообразие видов, так и особей. Некоторое приближение к такой гипотетической ситуации мы видим у коралловых экосистем, которым характерна весьма сильная интеграция частей и очень высокая эффективность работы. Но хорошо известно и другое: коралловым рифам для сохранения жизнеспособности требуется большая стабильность абиотической среды. Максимальная степень приспособления несовместима с максимумом приспособляемости (Лекавичюс, 1986). Высоко интегрированные сверхсложные системы

теряют значительную часть той пластичности, которой отличаются системы с более слабыми связями. Конрад назвал это положение принципом многих слабых взаимодействий (англ. *multiple weak interactions* — Conrad, 1990). По его словам, компартиментализация (разбиение системы на специализированные подсистемы) и интеграция повышают эффективность работы, но снижают приспособляемость; запас резервных, или избыточных, структур и слабость связей сообщают системе требуемую лабильность, но требуют затрат. Может быть, именно потому вокруг себя, на нашей капризной Земле, мы наблюдаем жизнь, нижние “этажи” иерархии которой высоко интегрированы, а верхние разбиты на относительно свободные тела? Может, истинные суперорганизмы нам когда-нибудь удастся найти на других планетах с идеально стабильными условиями?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бергер В.Я., Сергиевский С.О., 1986. Различия адаптивных реакций на изменение солености среды у особей *Littorina obtusata* (L.) (Gastropoda: Prosobranchia), отличающихся по окраске раковины // Биология моря. № 1. С. 36–41.
- Виноградский С.Н., 1896 (1996). О роли микробов в общем круговороте жизни // Вестн. РАН. Т. 66. № 12. С. 1116–1120.
- Гершензон С., 1946. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков (*Cricetus cricetus* L.) // Журн. общ. биологии. Т. 7. № 2. С. 97–130.
- Гиляров А.М., 1990. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ. 191 с.
- Гречаный Г.В., Никитин А.Я., Сосунова И.А., 1986. Плотность населения как фактор регуляции генетической структуры и численности популяций животных. III. Динамика численности гомогенных и гетерогенных популяций дафний // Генетика. Т. 22. № 6. С. 989–994.
- Гурьявичюте Г.Ю., Лекавичюс Э.К., Контримавичус В.Л., 1989. Реакция полиморфной популяции дафний на сезонные колебания температуры // ДАН СССР. Т. 306. № 1. С. 250–252.
- Дарвин Ч., 1939. Происхождение видов. Ч. Дарвин. Сочинения. Т. 3. М.: Изд-во АН СССР. 270 с.
- Заварзин Г.А., 1979. Прокариотные системы в связи с филогенией бактерий // Журн. общ. биологии. Т. 40. № 1. С. 5–16.
- Заварзин Г.А., 1995. Смена парадигмы в биологии // Вестн. РАН. Т. 65. № 1. С. 8–23.
- Камшилов М.М., 1961. Значение взаимных отношений между организмами в эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 136 с.

- Камшилов М.М., 1966. Круговорот органического вещества и проблема сущности жизни // Журн. общ. биологии. Т. 27. № 3. С. 282–289.
- Кирпичников В.С., Муске Г.А., 1981. Популяционная генетика камчатской нерки *Oncorhynchus nerka* Walb. // Генетика и размножение морских животных. Владивосток: ДВНЦ РАН. С. 59–71.
- Коуэн Р.К., 1981. Морские организмы: генетические основы физиологии и физиологические основы генетики // Физиология и биохимия адаптаций морских животных. Мат-лы XIV Тихоокеан. науч. конгресса. Хабаровск, 1979. Владивосток: ДВНЦ РАН. Вып. 3. С. 26–43.
- Лархер В., 1978. Экология растений. М.: Мир. 384 с.
- Левонтин Р., 1978. Генетические основы эволюции. М.: Мир. 351 с.
- Лежачиус Э., 1985. Объяснение в биологии: попытка синтеза функционального и причинного подходов // Научное знание: системный аспект / Под ред. Павилёниса Р. Вильнюс: АН ЛитССР. С. 119–135.
- Лежачиус Э., 1986. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс: Моклас. 273 с.
- Лежачиус Э., 2009. О некоторых аналогиях между эволюцией экосистем и развитием экономики: от А. Смита и Ч. Дарвина до новейших идей // Эволюция: космическая, биологическая, социальная / Под ред. Гринина Л.Е., Маркова А.В., Коротаева А.В. М.: Либроком. С. 226–260.
- Новосельцев В.Н., 1978. Теория управления и биосистемы. М.: Наука. 319 с.
- Одум Ю., 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А., 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз. 472 с.
- Романенко В.И., 1982. Температурные оптимумы бактериопланктона в Рыбинском водохранилище в различные сезоны года // Микробиология. Т. 51. № 5. С. 866–870.
- Уиттекер Р., 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 327 с.
- Хочачка П., Сомеро Дж., 1988. Биохимическая адаптация. М.: Мир. 567 с.
- Цыганов Д.Н., 1983. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука. 197 с.
- Шилов И.А., 1988. Биологические проблемы гомеостаза биосферы // Журн. общ. биологии. Т. 49. № 2. С. 166–172.
- Шилов И.А., 1998. Экология. М.: Высш. шк. 512 с.
- Шкорбатов Г.Л., 1971. Основные черты адаптаций биологических систем // Журн. общ. биологии. Т. 32. № 2. С. 131–142.
- Шкорбатов Г.Л., 1982. К построению общей теории адаптации // Журн. общ. биологии. Т. 43. № 6. С. 775–787.
- Allard R.W., Adams J., 1969. Population studies in predominately self-pollinating species. XIII. Intergenotypic competition and population structure in barley and wheat // Am. Nat. V. 103. P. 621–645.
- Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Park T., Schmidt K.P., 1949. Principles of animal ecology. Philadelphia: W.B. Saunders Comp. 864 p.
- Ananina G., Peixoto A.A., Bitner-Mathé B.C., Souza W.N., Silva L.B., da, Valente V.L.S., Klaczko L.B., 2004. Chromosomal inversion polymorphism in *Drosophila mediopunctata*: seasonal, altitudinal, and latitudinal variation // Genet. Mol. Biol. V. 27. P. 61–69.
- Antonovics J., 1976. The input from population genetics: 'The new ecological genetics' // Syst. Botany. V. 1. P. 233–245.
- Antonovics J., Levin D.A., 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 11. P. 411–452.
- Aruga Y., 1965. Ecological studies of photosynthesis and mater production of phytoplankton. I. Seasonal changes in photosynthesis of natural phytoplankton // Bot. Magaz. (Tokyo). V. 78. P. 280–288.
- Ashby W.R., 1956. An introduction to cybernetics. N. Y.: Wiley. 320 p.
- Bagchi R., Gallery R.E., Gripenberg S., Gurr S.J., Narayan L., Claire E. et al., 2014. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition // Nature. V. 506. P. 85–88.
- Baldeck C.A., Harms K.E., Yavitt J.B., John R., Turner B.L., Valencia R. et al., 2013. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. V. 280. P. 1–7.
- Barot S., Gignoux J., 2004. Mechanisms promoting plant coexistence: can all the proposed mechanisms be reconciled? // Oikos. V. 106. P. 185–192.
- Begon M., Townsend, C.R., Harper J.L., 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. Malden. MA.: Blackwell Publ. 738 p.
- Bell G., 1987. Two theories of sex and variation // The evolution of sex and its consequences / Ed. Stearns S.C. Springer Basel AG: Birkhauser. P. 117–134.
- Bell G., 1996. Selection: the mechanism of evolution. N. Y.; L.: Chapman and Hall. 698 p.
- Berryman A.A., 1981. Population systems: a general introduction. N.Y.; L.: Plenum Press. 222 p.
- Birch L.C., 1960. The genetic factor in population ecology // Am. Nat. V. 94. P. 5–24.
- Bradshaw A.D., McNeilly T.S., Gregory R.P.G., 1965. Industrialization, evolution and the development of heavy metal tolerance in plants // Br. Ecol. Soc. Symp. V. 5. P. 327–343.
- Cardinale B.J., 2013. Towards a general theory of biodiversity for the Anthropocene // Elementa: Science of the Anthropocene. V. 1.000014 • doi: 10.12952/journal.elementa.000014.

- Chesson P., 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* V. 31. P. 343–366.
- Chitty D., 1967. The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations // *Proc. Ecol. Soc. Australia.* V. 2. P. 51–78.
- Clarke B., 1978. Some contributions of snails to the development of ecological genetics // *Ecological Genetics: The Interface* / Ed. Brussard P.F. N. Y.: Springer Verlag. P. 159–170.
- Comita L.S., Muller-Landau H.C., Aguilar S., Hubbell S.P., 2010. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community // *Science.* V. 329. P. 330–332.
- Connell J.H., 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees // *Dynamics of populations* / Ed. Den Boer P.J., Gradwell G.R. Wageningen: Center for Agricultural Publishing and Documentation. P. 298–312.
- Conner J.K., Hart D.L., 2004. A primer of ecological genetics. Sunderland, MA: Sinauer Associates. 304 p.
- Conrad M., 1983. Adaptability: the significance of variability from molecule to ecosystem. N. Y.; L.: Plenum Press. 383 p.
- Conrad M., 1990. The geometry of evolution // *BioSystems.* V. 24. P. 61–81.
- Davies S.J., Palmiotto P.A., Ashton P.S., Lee H.S., Lafrankie J.V., 1998. Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity // *J. Ecol.* V. 86. P. 662–673.
- Dempster E.R., 1955. Maintenance of genetic heterogeneity // *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* V. 20. P. 25–32.
- Dodds W.K., 2002. Freshwater ecology: concepts and environmental applications. San Diego: Acad. Press. 569 p.
- Duggins D.O., 1980. Kelp beds and sea otters: an experimental approach // *Ecology.* V. 61. P. 447–453.
- Edmunds G.F., Alstad D.N., 1978. Coevolution in herbivores and conifers // *Science.* V. 199. P. 941–945.
- Ellenberg H., 1974. *Zeigerwerte der gefasspflanzen Mitteleuropas.* Gottingen: Goltze. 97 s.
- Ennos R.A., 1983. Maintenance of genetic variation in plant populations // *Evol. Biol.* V. 16. P. 129–155.
- Ennos R.A., 2001. Inferences about spatial patterns in plant populations from the analysis of molecular markers // *Integrating ecology and evolution in a spatial context* / Eds Sivertown J., Antonovics J.L.: Blackwell Science Ltd. P. 45–71.
- Fargione J., Brown C.S., Tilman D., 2003. Community assembly and invasion: An experimental test of neutral versus niche processes // *PNAS.* V. 100. P. 8916–8920.
- Flöder S., Urabe J., Kawabata Z., 2002. The influence of fluctuating light intensities on species composition and diversity of natural phytoplankton communities // *Oecologia.* V. 133. P. 395–401.
- Ford E.B., 1975. *Ecological genetics.* 4th ed. L.: Chapman and Hall. 442 p.
- Forister M.L., Novotny V., Panorska A.K., Baje L., Basset Y., Butterill P.T. et al., 2015. The global distribution of diet breadth in insect herbivores // *PNAS.* V. 112. P. 442–447.
- Gould S.J., 1994. The evolution of life on the earth // *Sci. Amer.* V. 271. № 4. P. 63–69.
- Haldane J.B.S., Jayakar S.D., 1963. Polymorphism due to selection of varying direction // *J. Heredity.* V. 58. P. 237–242.
- Hamrick J.L., Allard R.W., 1975. Correlations between quantitative characters and enzyme genotypes in *Avena barbata* // *Evolution.* V. 29. P. 438–442.
- Hooper D.U., Chapin III, F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., et al., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge // *Ecol. Monographs* V. 75. P. 3–35.
- Hubbell S.P., 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography.* Princeton: Princeton Univ. Press. 392 p.
- Hutchinson G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? // *Am. Nat.* V. 93. P. 145–159.
- Hutchinson G.E., 1961. The paradox of the plankton // *Am. Nat.* V. 95. P. 137–145.
- Janzen D.H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests // *Am. Nat.* V. 104. P. 501–508.
- Jones J.S., Leith B.H., Rawlings P., 1977. Polymorphism in *Cepaea* – a problem with too many solutions? // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 8. P. 109–143.
- Jones K.E., Patel N.G., Levy M.A., Storeygard A., Balk D., Gittleman J.L., Daszak P., 2008. Global trends in emerging infectious diseases // *Nature.* V. 451. P. 990–993.
- Kelly C.K., Chase M.W., Bruijn A., De, Fay M.F., Woodward F.I., 2003. Temperature-based population segregation in birch // *Ecol. Lett.* V. 6. P. 1–3.
- King C.E., 1972. Adaptation of rotifers to seasonal variation // *Ecology.* V. 53. P. 408–418.
- Krebs C.J., 1978. A review of the Chitty hypothesis of population regulation // *Can. J. Zool.* V. 56. P. 2463–2480.
- Lekevičius E., 2006. The Russian paradigm in ecology and evolutionary biology: *pro et contra* // *Acta Zool. Lituanica.* V. 16. № 1. P. 3–19.
- Lekevičius E., 2011. A review of and some comments on the attempts to construct an overarching theory of ecosystems plasticity // *Ekologija.* V. 57. № 4. P. 137–153.
- Lekevičius E., Loreau M., 2012. Adaptability and functional stability in forest ecosystems: a hierarchical conceptual framework // *Ekologija.* V. 58. № 4. P. 391–404.
- Lengeler J.W., Drews G., Schlegel H.G., 1999. *Biology of the prokaryotes.* Stuttgart: Georg Thieme Verlag. 328 p.

- Levene H., 1953. Genetic equilibrium when more than one ecological niche is available // *Am. Nat.* V. 87. P. 331–333.
- Levins R., 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton: Princeton Univ. Press. 132 p.
- Linhart Y.B., Grant M.C., 1996. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 27. P. 237–277.
- Loxdale H.D., Lushai G., Harvey J.A., 2011. The evolutionary improbability of ‘generalism’ in nature, with special reference to insects // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 103. P. 1–18.
- Mangan S.A., Schnitzer S.A., Herre E.A., Mack K.M., Valencia M.C., Sanchez E.I., Bever J.D., 2010. Negative plant–soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest // *Nature*. V. 466. P. 752–755.
- Martin M.M., Harding J., 1981. Evidence for the evolution of competition between two species of annual plants // *Evolution*. V. 35. P. 975–987.
- McDonald J.F., Ayala F.J., 1974. Genetic response to environmental heterogeneity // *Nature*. V. 254. P. 572–574.
- Mitton J.B., 1997. *Selection in natural populations*. N. Y.: Oxford Univ. Press. 240 p.
- Nevo E., 2001. Evolution of genome – phenome diversity under environmental stress // *PNAS*. V. 98. P. 6233–6240.
- Niklasson M., Tomiuk J., Parker E.D., Jr., 2004. Maintenance of clonal diversity in *Dipsa bifurcata* (Fallén, 1810) (Diptera: Lonchopteridae). I. Fluctuating seasonal selection moulds long-term coexistence // *Heredity*. V. 93. P. 62–71.
- Novotny V., Drozd P., Miller S.E., Kulfan M., Janda M., Basset Y., Weiblen G.D., 2006. Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? // *Science*. V. 313. P. 1115–1118.
- Paine R.T., 1966. Food web complexity and species diversity // *Am. Nat.* V. 100. P. 65–75.
- Pielou E.C., 1991. *After the Ice Age: the return of life to glaciated North America*. Chicago: Chicago Univ. Press. 376 p.
- Pimentel D., 1961. Animal population regulation by the genetic feedback mechanism // *Am. Nat.* V. 95. P. 65–79.
- Pimentel D., 1968. Population regulation and genetic feedback // *Science*. V. 159. P. 1432–1437.
- Population biology and evolution, 1968 / Ed. Lewontin R.C. Syracuse. N. Y.: Syracuse Univ. Press. 205 p.
- Powell J.R., Taylor C.E., 1979. Genetic variation in ecologically diverse environments: environmental diversity and intraspecific habitat choice, rather than heterosis, may be the answer to the question „Why so many genotypes?“ // *Am. Sci.* V. 67. P. 590–596.
- Powell J.R., Wistrand H., 1978. The effect of heterogeneous environments and a competitor on genetic variation in *Drosophila* // *Am. Nat.* V. 112. P. 935–947.
- Prati D., Schmid B., 2000. Genetic differentiation of life-history traits within populations of the clonal plant *Ranunculus reptans* // *Oikos*. V. 90. P. 442–456.
- Rees M., Condit R., Crawley M., Pacala S., Tilman D., 2001. Long-term studies of vegetation dynamics // *Science*. V. 293. P. 650–655.
- Rehfeldt G.E., Tchepakova N.M., Parfenova Y.I., Wykoff W.R., Kuzmina N.A., Milyutin L.I., 2002. Intraspecific responses to climate in *Pinus sylvestris* // *Global Change Biol.* V. 8. P. 912–929.
- Salthe S.N., 1985. *Evolving hierarchical systems*. N. Y.: Columbia Univ. Press. 343 p.
- Sidhu G.S., 1975. Gene – for – gene relationships in plant parasitic systems // *Sci. Progr.* V. 62. P. 467–485.
- Simpson G.G., 1969. The first three billion years of community evolution // *Brookhaven Symp. Biol.* V. 22. P. 162–167.
- Smith D.W., Peterson R.O., Houston D.B., 2003. Yellowstone after wolves // *BioScience*. V. 54. P. 330–340.
- Sommer U., 1984. The paradox of the plankton: fluctuations of phosphorus availability maintain diversity of phytoplakton in flow-through cultures // *Limnol. Oceanogr.* V. 29. P. 633–636.
- Sommer U., 1996. Plankton ecology: the past two decades of progress // *Naturwissenschaften*. V. 87. P. 293–301.
- Sukatshev V.N., 1928. Einige experimentelle Untersuchungen über den Kampf ums Dasein zwischen Biotypen derselben Art. // *Z. Indukt. Abstammungs – Vererbungsl.* Bd. 47. P. 54–74.
- Teramura A.H., Antonovics J., Strain B.R., 1981. Experimental ecological genetics in *Plantago*. IV. Effects of temperature on growth rates and reproduction in three populations of *Plantago lanceolata* L. (Plantaginaceae) // *Am. J. Bot.* V. 68. P. 425–434.
- Tilman D., 1977. Resource competition between plankton algae: an experimental and theoretical approach // *Ecology*. V. 58. P. 338–348.
- Tilman D., 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly // *PNAS*. V. 101. P. 10854–10861.
- Tilman D., 2015. Biodiversity: from evolutionary origins to ecosystem functioning // *Contribut. Sci.* V. 11. P. 11–20.
- Tilman D., Downing J., 1994. Biodiversity and stability in grasslands // *Nature*. V. 6461. P. 363–365.
- Tilman D., Lehman C.L., Thomson K.T., 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations // *PNAS*. V. 94. P. 1857–1861.
- Tilman D., Reich P.B., Knops J., Wedin D.A., Mielke T., Lehman C., 2001. Diversity and productivity in a long – term grassland experiment // *Science*. V. 294. P. 843–845.
- Tison D.L., Pope D.H., Boylen C.W., 1980. Influence of seasonal temperature on the temperature optima of bacteria in sediments of Lake George, New York // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 39. P. 675–677.

- Turkington R., Harper J.L.*, 1979. The growth distribution, and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. IV. Fine-scale biotic differentiation // *J. Ecol.* V. 67. P. 245–254.
- Upton A.C., Nedwell D.B., Wynn-Williams D.D.*, 1990. The selection of microbial communities by constant or fluctuating temperatures // *FEMS Microbiol. Lett.* V. 74. P. 243–252.
- Vavrek M.C.*, 1998. Within-population genetic diversity of *Taraxacum officinale* (Asteraceae): Differential phenotype response and effect on interspecific competition // *Am.J. Bot.* V. 85. P. 947–954.
- Wicken J.S.*, 1980. A thermodynamic theory of evolution // *J. Theor. Biol.* V. 87. P. 9–23.
- Wilson E.O.*, 1992. The diversity of life. L.: Penguin Books. 406 p.
- Windsor D.A.*, 1998. Most of the species on Earth are parasites // *Int. J. Parasitol.* V. 28. P. 1939–1941.
- Woolhouse M.E., Taylor L.H., Haydon D.T.*, 2001. Population biology of multihost pathogens // *Science.* V. 292. P. 1109–1112.
- Woolhouse M.E.J., Haydon D.T., Antia R.*, 2005. Emerging pathogens: the epidemiology and evolution of species jumps // *Trends Ecol. Evol.* V. 20. P. 238–44.
- Yachi S., Loreau M.*, 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis // *PNAS.* V. 96. P. 1463–1468.

Biodiversity – why and what for? I. In search for functional explanation

E. Lekevicius

*Nature Research Centre
LT-08412 Lithuania, Vilnius, Akademijos str., 2
E-mail: elekevicius@gmail.com*

Already Darwin encountered the paradox of primitive life forms: they co-exist with more complex organisms and do not seem to be less adapted to their environment than the latter. In the 20th century, a few more paradoxes have been discovered: the paradox of the plankton, of a meadow, of the tropical forest and, finally, the paradox of genetic diversity. Researchers were uncertain what forces maintain diversity of genotypes and species. The main purpose of this article is to summarise the attempts to resolve these paradoxes.

The conclusion is that these paradoxes were caused by overestimation of the importance of antagonistic relationships. The fact that the “struggle for existence” on population and community levels is counterbalanced by interdependence of comparable strength and significance has been largely ignored. The latter is understood as dependence on living resources, direct and indirect mutualism, intraspecific cooperation, complementarity of genotypes in polymorphic populations and of species in guilds. The paradox of primitive forms has been resolved with the discovery that most of them not only do not compete with highly organized beings but are involved in indirect mutualism with them. The greatest challenge is to explain the coexistence of plant species, especially in tropical communities. Nonetheless, some insight has been gained even there. There is a broad agreement that diversity of species and genotypes is self-maintaining due to the differentiation of niches and numerous negative feedback links. Besides, the variability of abiotic conditions, both in space and in time, creates a huge diversity of niches and subniches for species and genotypes.

Yet another direction of research is to find out the role that biodiversity plays in adjusting to changing environmental conditions observed in everyday life. Empirical data suggest that biodiversity has the potential to stabilize productivity and aggregate biomass of populations and communities. In addition, it increases the efficiency of resource utilization resulting in higher total biomass. These achievements are developed further within the framework of the general adaptation theory. The theory focuses on the adjustment of optima to changing environmental conditions and on the corresponding interactions of various types of biodiversity, including macromolecules, metabolic pathways, genotypes and species. According to this theory, individual mechanisms of adaptation contribute to those at the population level, while the latter, in turn, represent part of biocenotic mechanisms. It is concluded that only a part of the available macromolecules, metabolic pathways, genotypes and species are actively engaged in supporting certain functions at a particular point in time or space. The rest of them remain as a kind of reserve, that can be activated whenever appropriate environmental conditions recur. In connection with that, another question addressed is why life on Earth has chosen this particular type of organization characterised by strong integration of parts at the lower levels of structural hierarchy and weak at the higher levels. The most acceptable answer might be this: strong integration at all levels would turn ecological communities into real superorganisms, allowing life to function more efficiently, but would undoubtedly undermine its adaptability so necessary for living in a constantly changing environment.