

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ФИЛИАЛ
ИНСТИТУТА ИСТОРИИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ
им. С. И. ВАВИЛОВА

ЧАРЛЬЗ
ДАРВИН
И
СОВРЕМЕННАЯ
БИОЛОГИЯ

Труды Международной научной конференции
21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург

Ответственный редактор-составитель Э. И. Колчинский
Редактор-составитель А. А. Федотова



Нестор-История
Санкт-Петербург
2010

КОНЦЕПЦИЯ ГРУППОВОГО ОТБОРА ОТ ЧАРЛЬЗА ДАРВИНА ДО НАШИХ ДНЕЙ

В. Е. Кипятков

Санкт-Петербургский государственный университет
Санкт-Петербург, Россия: vladilen.kipyatkov@gmail.com

Идея группового отбора была высказана Ч. Дарвином (1859), предположившим при обсуждении проблемы эволюции бесплодных рабочих у общественных насекомых, «что отбор может быть применен к семейству так же, как и к отдельной особи». Начало современной дискуссии о групповом отборе положила книга В. Винн-Эдвардса (1962), который объяснял альтруизм и регуляцию численности животных междомовым естественным отбором, действующим на популяции. На первом этапе дискуссии было показано, что междомовый отбор является «процессом второго порядка», т. е. значительно менее мощным, чем индивидуальный, и потому не может быть причиной эволюции альтруизма. На втором этапе были разработаны модели внутридомового отбора. Важнейшим достижением новых моделей было доказательство, что альтруизм может возникать путем группового отбора, только если особи внутри групп генетически более родственны, чем в среднем в популяции. Модели внутридомового и родственного отбора математически эквивалентны друг другу и описывают эволюцию альтруизма разными способами. Их нельзя рассматривать как конкурирующие теории. В последнее время дебаты о групповом отборе сменились более практичными идеями о многоуровневом отборе. Наиболее важными представляются два вопроса: как естественный отбор среди единиц (vehicles) более низкого уровня создает единицы более высокого уровня и как отбор на одном уровне влияет на процессы отбора, происходящие на более низких или более высоких уровнях?

Ключевые слова: эволюция, альтруизм, групповой отбор, междомовый отбор, внутридомовый отбор, родственный отбор, теория многоуровневого отбора.

Введение

Концепция группового отбора своим появлением обязана Чарльзу Дарвину. Обсуждая проблему происхождения и эволюции рабочих особей у общественных насекомых, он предположил, «что отбор может быть применен к семейству так же, как и к отдельной особи» (Darwin, 1859, цит. по: Дарвин, 1991, с. 231). Позднее Дарвин привлекал идею группового отбора для объяснения возникновения взаимопомощи и «нравственного чувства» у предков человека: «a tribe including many members who <...> were always ready to give aid to each other and sacrifice themselves for the common good, would be victorious over most other tribes; and this would be natural selection» (Darwin, 1871, p. 166). В работах Дарвина можно найти ряд идей, как бы «намечающих» многие более поздние теории, рассматривающие роль группового и родственного отбора в эволюции альтруизма, общественных насекомых и социального поведения человека. После Дарвина концепция группового отбора претерпела сложное развитие, породила ожесточенные дискуссии и взаимоисключающие точки зрения, нередко основанные на неправильном понимании предмета. Поэтому основная задача данной статьи — показать в исторической перспективе, что же такое на самом деле групповой отбор и какое место он занимает в современной эволюционной биологии. Это представляется важным и потому, что в русской эволюционной литературе проблемы группового отбора практически не обсуждались.

От Дарвина до середины XX века

В течение длительного времени после Дарвина концепция группового отбора не пользовалась особой популярностью, хотя его идею об отборе на уровне колонии (семьи) как основном факторе эволюции социальных насекомых принимали все сторонники дарвинизма (подр. см.: Кипятков, 1985). А. Стертевант (Sturtevant, 1938) в специальной работе, посвященной естественному отбору у социальных насекомых, выделил три возможных уровня отбора — особи, колонии и популяции колоний — и впервые указал на вероятные противоречия между направлениями отбора на разных уровнях. Например, в случае полигинии некоторые царицы могли бы «экономить» на выращивании собственных рабочих и производить больше репродуктивных особей за счет эксплуатации чужих рабочих. Он полагал, что подобное эгоистичное поведение цариц не распространяется потому, что ведет к неэффективности всей колонии и ему противодействует отбор на уровне колоний. Эти рассуждения Стертеванта о конфликтах между уровнями отбора и интересами особей у общественных насекомых звучат удивительно современно и явно опередили свое время (см.: Bourke, Franks, 1995).

Основатели современного неodarвинизма уделяли очень немного внимания групповому отбору. Р. Фишер (Fisher, 1930) высказывал сомнения в его возможном значении на том основании, что скорость замещения особей значительно больше, чем групп, а поэтому отбор особей превалирует над отбором групп. С. Райт (Wright, 1931) в своей теории “shifting balance” придавал очень большое значение дифференциальной миграции особей в популяции, подразделенной на небольшие демы. При этом более приспособленные демы «экспортируют» благоприятные генные комбинации в другие демы популяции, что можно рассматривать как форму группового отбора. Позже Райт также предложил новый термин «межгрупповой отбор» (Wright, 1945), имея в виду отбор, протекающий между популяциями. Однако он не рассматривал эволюцию альтруизма.

Напротив, Дж. Холдейн (Haldane, 1932; цит. по: Холдэн, 1935) в своей книге «Факторы эволюции» не уделил никакого внимания групповому отбору, но обсуждал в эволюционном контексте признаки, «ценные для коллектива, но неблагоприятные для индивида» (с. 114). Анализируя простейшую однолокусную модель отбора, он показал невозможность фиксации гена альтруизма путем отбора, особенно в больших популяциях. Однако, если одна из групп, благодаря наличию в ней альтруистов, будет расти быстрее, то «можно ожидать распадаения ее на новые группы», и при этом «иногда одна из новых групп получит больше, чем другие, генов альтруизма, и ее темп роста будет возрастать дальше. Наконец может получиться гомозиготная группа по этому гену» (с. 116). Таким образом, по мысли Холдейна, альтруизм может возникать только в небольших группах благодаря случайным процессам, или, если использовать более современную терминологию, в результате генетического дрейфа. Но даже и в этом случае «может возникнуть обратная мутация, которая может распространиться. Мне кажется маловероятным предположение, что гены абсолютного альтруизма часты у человека» (там же, с. 116). Любопытно, что в этом сценарии эволюции альтруизма Холдейн не находил места для межгруппового отбора и не обсуждал возможность дифференциального вымирания и расселения групп в зависимости от наличия в них альтруистов. В то же время он первым понял значение родственности в возникновении альтруизма: «Признак этого типа

может распространиться в популяции только тогда, когда гены, его определяющие, содержатся в группе родственных особей, у которых вероятность оставления потомства увеличивается присутствием этих генов у индивидуального члена группы, чью личную жизнеспособность они понижают» (там же, с. 114). Однако и здесь Холдейн фактически не обсуждает групповой отбор, а предвосхищает теорию родственного отбора, специальное рассмотрение которой выходит за рамки данной работы.

Междемовый отбор и альтруизм: Первый этап дискуссии о групповом отборе

С момента возникновения концепции группового отбора в работах Ч. Дарвина и до самого последнего времени ее развитие было связано, прежде всего, с проблемой эволюции биологического альтруизма — поведения, направленного на благо особей своего вида, но уменьшающего дарвиновскую приспособленность альтруиста. Это объясняется тем, что для понимания эволюции большинства свойств живых организмов вполне достаточно «принципа эгоистичного организма» (Dawkins, 1976), основанного на индивидуальном, или дарвиновском (как его нередко называют), отборе, и нет нужды в привлечении иных механизмов. Другое дело — признаки, неблагоприятные для их обладателей, но полезные другим особям. В этом случае принцип эгоистичного организма не работает, и необходимы иные объяснения.

Вплоть до начала 1960-х гг. среди биологов преобладало представление о том, что естественный отбор создает адаптации, направленные «на благо вида». Возникающие при этом признаки могут иногда противоречить интересам обладающих ими особей и даже быть для них неблагоприятными, но полезными для группы, популяции и вида (напр., Allee et al., 1949; Lorenz, 1963, цит. по: Лоренц, 1994, с. 114–143). Подобные рассуждения в неявном виде предполагают возникновение таких свойств путем группового отбора, поскольку отбор особей должен препятствовать их появлению. Однако большинство авторов данного противоречия не замечало, и поэтому их не следует огульно относить к сторонникам группового отбора (Bourke, Franks, 1995; Okasha, 2006).

Квинтэссенцией идей о возникновении альтруизма путем группового отбора стала книга британского зоолога В. Винн-Эдвардса (Wynne-Edwards, 1962), в которой он обобщил данные по альтруистическому поведению и социальным механизмам регуляции численности популяций животных и предложил объяснить все эти факты отбором, действующим на популяции. Такой отбор позже был назван междемовым — “interdemic selection” (Williams, 1966), и этот термин стал общеупотребительным. Групповой отбор, по мысли Винн-Эдвардса, сохраняет лишь те популяции, которые могут эффективно регулировать свою численность, не допуская вымирания в результате нехватки ресурсов. Поэтому в эволюции формируются соответствующие особенности поведения особей («социальные конвенции»), направленные на сохранение популяции и вида. В частности, животные ставят свое размножение в зависимость от плотности популяции (“density-dependent convention”), чтобы избежать перенаселения и истощения ресурсов (“limitation-agreements”). Фактически Винн-Эдвардс утверждал, что особь добровольно жертвует своей собственной выживаемостью и плодовитостью (т. е. приспособленностью) для того, чтобы помочь популяции регулировать свою численность. При этом каждое животное самостоятельно оценивает численность

популяции благодаря специальным формам группового поведения (“epideictic displays”). Такое альтруистическое поведение, по Винн-Эдвардсу, возникает без какого-либо участия родственных отношений — исключительно благодаря отбору, действующему на популяционные группы всех видов и размеров. Автор утверждал также, что описываемые им явления чрезвычайно распространены и свойственны всем видам животных.

Несомненной заслугой Винн-Эдвардса является то, что его книга впервые привлекла внимание широкой биологической аудитории к проблеме группового отбора и альтруизма. В то же время она вызвала целый поток критики (Maynard Smith, 1964, 1976; Lack, 1966; Williams, 1966; Lewontin, 1970; Wilson E. O., 1975; Dawkins, 1976, 1982a; и др.) и дала начало не закончившейся до сих пор дискуссии, получившей название “Group Selection Controversy” (Okasha, 2006), или “Units-of-Selection Debate” (Reeve, Keller, 1999). Подробное рассмотрение этой дискуссии не входит в задачу данной работы. Отсылаю читателя к многочисленным обзорам по групповому отбору (Wilson E. O., 1975; Maynard Smith, 1976; Alexander, Borgia, 1978; Wade, 1978, 1979; Grafen, 1984; Wilson D. S., 1983; Bourke, Franks, 1995; Gould, 2002; Okasha, 2006).

Прежде чем обсуждать гипотезу Винн-Эдвардса по существу, следует более строго определить, что такое групповой и междемовый отбор. Р. Левонтин (Lewontin, 1970, p. 1) выделил три условия, «воплощающих принцип эволюции путем естественного отбора», а именно: фенотипическая изменчивость, дифференциальная приспособленность и наследуемость. Биологические сущности, обладающие этими свойствами, он назвал «единицами отбора». Более детальный анализ необходимых и достаточных условий для осуществления отбора был дан Дж. Эндлером (Endler, 1986). Используя эти принципы, можно утверждать, что семьи, социальные и иные группы особей, а также демы и популяции, могут быть единицами отбора, при условии: 1) наличия у них способности к размножению, т. е. происхождения от них новых групп; 2) появления при этом избыточного числа потомков; 3) наследования дочерними группами свойств материнских групп, т. е. наличия некоторой корреляции между этими свойствами; 4) выживания и размножения групп в зависимости от их свойств. В частности, междемовый отбор может осуществляться двумя способами: 1) дифференциальное выживание и 2) дифференциальное расселение демов и популяций (Williams, 1966; Wilson E. O., 1975). В этом случае «размножение» демов происходит в основном путем расселения из них особей, основывающих новые демы.

Гипотеза Винн-Эдвардса подверглась серьезной критике с нескольких сторон. Особенно много внимания ей уделил американский эволюционист Г. Вильямс (Williams, 1966). Первое возражение состояло в том, что автор неверно интерпретировал явление популяционной регуляции (Maynard Smith, 1976; Lack, 1966; Williams, 1966; Wilson E. O., 1975). Все его примеры якобы альтруистической регуляции численности обманчивы. В частности, поведение животных, уменьшающих свою плодовитость в периоды максимума численности, не является альтруизмом. Поступая таким образом, особь избегает излишней гибели потомства в периоды нехватки ресурсов, сохраняя возможность размножения в будущем, т. е. фактически оптимизирует свое размножение, достигая максимума индивидуальной приспособленности в меняющихся условиях среды (Lack, 1966; Williams, 1966; Wilson E. O., 1975). Таким образом, эволюция регуляции численности популяций

полностью объяснима с позиций «эгоистичного организма» и не требует привлечения механизма группового отбора.

Второе возражение основывалось на том, что групповой отбор значительно менее эффективен по сравнению с индивидуальным и является по сравнению с ним «процессом второго порядка» (Williams, 1966). Этот вывод основан на том, что: 1) плодовитость и смертность, 2) генетическая изменчивость, 3) корреляция между признаками и репродуктивным успехом у особей у особей несравнимо больше, чем у групп. Поэтому отбор особей всегда значительно сильнее, чем отбор групп, и способен эффективно противодействовать фиксации в популяциях признаков, уменьшающих индивидуальную приспособленностей организма (Maynard Smith, 1964, 1976; Williams, 1966; Lewontin, 1970; Wilson E. O., 1975). Этот вывод нашел подтверждение при математическом моделировании группового отбора. Уже первые простейшие модели показали, что групповой отбор в пользу альтруизма требует очень специфических, хотя в принципе возможных, условий (Maynard Smith, 1964). Кроме того, альтруизм, закрепившийся в популяции на основе группового отбора, не является эволюционно-стабильной стратегией, поскольку легко может быть вытеснен эгоистичными мутантами (Maynard Smith, 1976). Более сложные модели, основанные на динамике вымирания и колонизации демов в метапопуляции, показали, что возникновение альтруизма путем чистого междемового отбора является крайне маловероятным событием, требующим весьма специальных условий, которые вряд ли часто встречаются в природе (Levins, 1970; Boorman, Levitt, 1972).

В результате первого этапа дискуссии о групповом отборе среди биологов распространилось более осторожное отношение как к групповому отбору, так и к идеям об адаптации для пользы вида и популяции. Естественный отбор действует на благо вида лишь постольку и потому, что он направлен на повышение приспособленности особей. Развернутую критику идеи адаптации «на благо вида» можно найти у Р. Фишера (Fisher, 1958, цит. по: Fisher, 1999) и Дж. Вильямса (Williams, 1966).

Внутридемовый отбор и альтруизм: второй этап дискуссии о групповом отборе

Несмотря на убедительную критику идей Винн-Эдвардса, попытки найти в групповом отборе источник возникновения альтруизма продолжались, особенно настойчиво в работах Д. С. Вильсона (Wilson D. S., 1975 и др.). Дальнейшее развитие дискуссии связано с появлением нового класса моделей группового отбора, которые были названы «внутридемовыми» (intrademic), в отличие от более ранних «междемовых», или «традиционных», моделей (Wade, 1978). Первой была модель “trait-group selection” (Wilson D. S., 1975), позже получившая более общее название «модель структурированного дема» (Wilson D. S., 1977). Общим в моделях этого типа является то, что популяция (дем) структурирована, т. е. состоит из временных групп, в которых и происходят социальные взаимодействия. В модели “trait-group selection” особи в группах не размножаются; размножение происходит после распада групп и при этом образуется общий для популяции пул скрещивающихся особей. В других вариантах модели размножение происходит также и в группах. Выживание и плодовитость особей в группах зависят от наличия и численности в них альтруистов. Поэтому несмотря на уменьшение выживаемости и плодовитости альтруистов по сравнению с другими особями, группы, включающие больше

альтруистов, быстрее растут и в результате производят больше особей, приступающих к размножению в общем пуле популяции. После появления особей нового поколения они опять образуют группы, и все повторяется вновь.

Анализ моделей структурированного дема показал, что альтруизм может возникать в результате группового отбора только в том случае, если особи внутри групп более генетически родственны друг другу, чем в среднем в популяции (Wilson D. S., 1975, 1977). На этом основании многие авторы считают такие модели фактически эквивалентными моделям родственного отбора (Maynard Smith, 1976; Grafen, 1984; Nunney, 1985). Тем не менее Д. С. Вильсон (Wilson D. S., 1975, 1977, 1979, 1980) и некоторые другие авторы (Matessi, Jayakar, 1976) утверждали, что альтруизм может возникать путем внутридемового отбора даже при отсутствии родственности, т. е. при полностью случайном образовании групп. Однако это альтруизм особого типа. Д. С. Вильсон (Wilson D. S., 1979, 1990) назвал его «слабым» (weak) альтруизмом, в отличие от классического «сильного» (strong) альтруизма. Если необходимым признаком классического альтруизма является абсолютное уменьшение приспособленности альтруиста, то при слабом альтруизме требуется только относительное уменьшение приспособленности по сравнению с другими членами группы. Действия слабого альтруиста полезны всем особям в группе, в том числе и самому альтруисту, и поэтому его приспособленность не обязательно уменьшается, а может даже и возрасти, но при этом приспособленность реципиентов альтруизма увеличивается в еще большей степени, поскольку они не тратят ресурсов на альтруизм.

Многие авторы отказываются считать слабый альтруизм Д. С. Вильсона настоящим альтруизмом (Maynard Smith, 1976; Grafen, 1984; Nunney, 1985). Особенно весомым аргументом является «мутационный тест на альтруизм» (Nunney, 1985). Поскольку альтруизм, по определению, уменьшает приспособленность проявляющей его особи, то «обратная мутация», превращающая альтруиста в эгоиста, должна повышать его индивидуальную приспособленность. Этого, однако, не происходит при слабом альтруизме, поскольку в данном случае поведение альтруиста приносит пользу не только окружающим особям, но и ему самому, хотя и в меньшей степени. Пример слабого альтруизма недавно исследован у дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (Gore et al., 2009). Часть дрожжевых клеток (альтруисты) обладает специальным ферментом для расщепления сахарозы, который они выделяют во внешнюю среду. Другие же особи (эгоисты) не производят такой фермент (и следовательно, не несут связанных с этим расходов), но пользуются моносахаридами, образовавшимися в результате работы фермента, произведенного альтруистами. Если мы представим, что у клетки-альтруиста произошла мутация, не позволяющая ей синтезировать фермент, то ее приспособленность не увеличится, а уменьшится, поскольку она и сама больше не сможет использовать для питания сахарозу, а лишь готовые моносахариды. Следовательно, это слабый альтруизм.

Следует подчеркнуть, что все дискуссии о групповом отборе носят преимущественно теоретический характер. Практически полностью отсутствуют реальные примеры его действия в природе. Тем более интересным является недавнее исследование на кишечной палочке *Escherichia coli*, в котором на модели из двух штаммов генетически модифицированных бактерий удалось проследить эволюцию слабого альтруизма в результате внутридемового отбора в сочетании с генетическим дрейфом (Chuang et al., 2009). С деталями этого интереснейшего эксперимента можно ознакомиться в интернет-публикации А. В. Маркова (2009). Однако в его комментарий

следует внести две принципиальные поправки. Во-первых, описываемый в работе альтруизм является слабым, поскольку выделяемый бактериями-альтруистами метаболит необходим не только бактериям-эгоистам, но и самим выделяющим его особям. Эта ситуация совершенно аналогична рассмотренной чуть выше для дрожжей. Во-вторых, как авторы исследования, так и его комментатор ошибаются, приписывая наблюдающиеся эффекты некоему «парадоксу Симпсона». Очевидно, что в описанной модельной системе происходил именно внутридемовый отбор. Те выборки, где по случайности (генетический дрейф) среди примерно десятка бактерий оказывалось больше альтруистов, давали очень быстро растущие колонии благодаря выгоде альтруизма для всех бактерий. При этом, хотя в каждой отдельной колонии альтруисты проигрывали эгоистам по темпам размножения, в результате быстро растущие колонии давали значительно больше потомков. Поэтому доля альтруистов во всей популяции увеличивалась. Результаты говорят сами за себя: «повторив несколько раз эту последовательность действий (разбавление культуры, расселение маленькими группами в 288 пробирок, рост, соединение популяций в одну, опять разбавление и т. д.) можно добиться сколь угодно высокого процентного содержания альтруистов в культуре. В одном из опытов они начали со смеси, содержащей лишь 10 % альтруистов, и всего за 5 циклов разбавления и расселения довели их долю до 95 %» (Марков, 2009).

Еще одним предметом дискуссий о природе группового отбора является вопрос о том, что же такое «группа». Для большинства авторов группа должна быть физически дискретной совокупностью особей (Maynard Smith, 1964, 1976, 1982; Wilson E. O., 1975; Dawkins, 1979). В отличие от группового отбора, родственный отбор, согласно определению Мэйнарда Смита (Maynard Smith, 1964, p. 1146), это «отбор, действующий на группы близко родственных особей, которые необязательно должны быть дискретными в пространстве и во времени». Напротив, сторонники внутридемового отбора полагают, что «группы» могут быть как дискретными структурами, так и совокупностями (networks) особей, предпочтительно взаимодействующих друг с другом (напр., Wade, 1980). В любом случае понятие группы предполагает наличие поведенческих и физических контактов между ее членами.

В связи с этим следует остановиться на типичной ошибке, совершаемой некоторыми биологами, рассматривающими произвольно выделенные ими группы никак не связанных друг с другом особей в качестве объекта группового отбора. Например, в учебнике по теории эволюции А. С. Северцов (2005, с. 185) пишет: «Все сеголетки (лягушата. — В. К.), покинувшие водоем за данный промежуток времени, имеют одинаковую вероятность быть съеденными или выжить, независимо от их индивидуальных особенностей. Однако чем ниже плотность сеголеток, тем вероятнее выживание каждого из них. Это означает, что отбор хищниками действует на сеголеток не как индивидуальный, а как групповой отбор». Но выходящие на берег лягушата никак не связаны, не «общаются» между собой, и поэтому не могут рассматриваться в качестве группы и объекта группового отбора. Далее автор демонстрирует явное непонимание природы группового отбора: «Таким образом, групповой отбор в природе существует, но не как социальная конвенция, <...> и не как дифференциальное выживание популяций, <...> а как равномерное распределение селективного преимущества, обеспечиваемого группой, между всеми членами этой группы» (Северцов, 2005, с. 186).

В. А. Проворов в серии очень содержательных работ по генетике и эволюции микробно-растительных симбиозов ошибочно рассматривает в качестве группового отбор между различными штаммами (клонами) бактерий. Например: «Межгрупповой отбор в популяциях ризобий усиливается в том случае, если хозяин полиморфен по “предпочтительности” к штаммам» (Проворов и др., 2008, с. 19). Однако штаммы бактерий не являются ни дискретными группами, ни совокупностями особей, предпочтительно взаимодействующих друг с другом. Их объединяет только одинаковый генотип. Очевидно, что преимущество одного штамма перед другими возникает в результате обычного дарвиновского отбора, происходящего на уровне отдельных особей-бактерий. Если использовать логику В. А. Проворова с соавторами, то групповым можно назвать буквально любой случай отбора. Например, если в популяции генотип *A* вытесняет генотип *B*, то такой отбор тоже можно назвать групповым, понимая под «группами» совокупности особей разных генотипов. Но это неверно, поскольку здесь действует именно индивидуальный отбор особей с разными генотипами.

Показано, что модели внутридемового отбора фактически основаны на подразделении индивидуальной приспособленности особей на два компонента — внутригрупповой и межгрупповой (Wade, 1980). Для анализа этих компонентов отбора обычно используют ковариационный подход Дж. Прайса (см. Bourke, Franks, 1995, p. 45–49; Okasha, 2006, p. 18–25). В результате оказалось, что модели эволюции альтруизма путем внутридемового и родственного отбора математически эквивалентны друг другу, т. е. фактически описывают один и тот же процесс разными способами (Wade, 1980; Queller, 1992a, b; Dugatkin, Reeve, 1994; Bourke, Franks, 1995). Одинаково правильно рассматривать эволюцию настоящего (strong) альтруизма путем родственного отбора, или же как результат конфликта между межгрупповым и внутригрупповым отбором, при условии что группы являются дискретными или связанными взаимодействиями совокупностями родственников особей. Таким образом, различия между моделями внутридемового и родственного отбора в основном семантические, и их нельзя рассматривать в качестве конкурирующих теорий (Wilson D. S., 1983; Bourke, Franks, 1995; Reeve, Keller, 1999). Важнейшим выводом из всех дискуссий стало окончательное признание невозможности возникновения настоящего (strong) альтруизма в результате любой формы группового отбора при отсутствии генетической родственности между составляющими группы особями (Wilson D. S., 1990).

Современный этап развития концепции группового отбора

В конце 1970-х гг. на основе идей Вильямса (Williams, 1966) и В. Гамильтона (Hamilton, 1972), развитых Р. Докинзом в его концепции «эгоистичного гена» (Dawkins, 1976, 1982a, b), формируется геноцентристская парадигма эволюции. Она представляет собой новый взгляд на эволюцию и рассматривает ген в качестве единственной единицы генетического интереса и естественного отбора. С этой точки зрения организмы, семьи, группы особей, деды и популяции — «транспортные средства» (vehicles) генов (Dawkins, 1976, 1982b), или иначе — «интеракторы» (Hull, 1980). Мы можем назвать их «экологическими единицами» отбора. Благодаря взаимодействию, дифференциальному выживанию и репродукции этих единиц происходит отбор на соответствующем уровне, приводящий в конечном итоге

к дифференциальному выживанию и репликации, т. е. отбору генов. Таким образом организмы, семьи, группы особей, деды и популяции — «непосредственные» (proximate), а гены — «конечные» (ultimate) объекты естественного отбора.

К настоящему времени дебаты относительно группового отбора и альтруизма сменились более продуктивными дискуссиями о роли естественного отбора на различных уровнях организации (multilevel selection) в эволюции живых систем (напр., Keller, 1999; Okasha, 2006). Новая теория многоуровневого отбора (levels-of-selection theory) должна ответить на два основных вопроса (Reeve, Keller, 1999): 1) каким образом естественный отбор среди единиц (vehicles) более низкого уровня создает единицы более высокого уровня? 2) каким образом естественный отбор на одном уровне влияет на процессы отбора, происходящие на более низких и более высоких уровнях? Наибольший интерес исследователей привлекает возникновение противоречий между направлениями отбора на разных уровнях, порождающих конфликты генетических интересов. В возникновении и разрешении таких конфликтов многие видят один из важнейших путей эволюции и усложнения биологических систем (Reeve, Keller, 1999; Leigh, 1999).

Тем не менее, если оставить в стороне практически общепризнанный механизм эволюции альтруизма путем родственного отбора, роль других форм отбора на уровнях выше организма остается пока весьма дискуссионной (см.: Keller, 1999; Okasha, 2006). Несомненная причина этого в том, что индивидуальный дарвиновский отбор значительно сильнее групповых форм отбора, что было рассмотрено выше. Следовательно возникновение каких-либо свойств, неблагоприятных для особей, в результате отбора на уровне групп, демонов, популяций или видов крайне маловероятно. Поэтому такие случаи до сих пор неизвестны. Если же некий признак полезен и для особей, и для единиц более высоких уровней, то его эволюция опять же будет определяться в основном более мощным индивидуальным отбором. Тот факт, что групповой отбор также поддерживает данный признак, не имеет особого значения по причине его неизмеримо меньшей мощности. Таким образом, в первом случае групповой отбор, как правило, неэффективен, а во втором — его роль исчезающе мала.

Единственная область, в которой пока обнаружены реальные конфликты генетических интересов, это суборганизменные уровни отбора. К настоящему моменту уже исследовано множество случаев конфликта между отбором на уровне генов, хромосом и клеточных органелл (так называемых «эгоистичных генетических единиц»), которому противодействует отбор особей. Возникающие при этом «геномные», или «интрагеномные», конфликты разрешаются в эволюции весьма различным образом, причем далеко не всегда в пользу индивидуума (см., напр., Pomiankowski, 1999). Очевидной причиной такой ситуации является простой факт: внутригеномный и индивидуальный дарвиновский отбор — процессы одного порядка (см.: Williams, 1966), и поэтому имеют одинаковую мощность и эффективность.

Литература

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Л. : Наука, 1991. 539 с.

Кипятков В. Е. Проблема происхождения общественных насекомых : обзор и синтез // Чтения памяти Н. А. Холодковского. Доклады на 38-м ежегодном чтении 4 апреля 1985 г. // под ред. Э. П. Нарчука. Л. : Наука, 1986. С. 3–42.

- Лоренц К. Агрессия (так называемое зло). М. : Изд. группа «Прогресс», «Универс», 1994. 272 с.
- Марков А. В. Альтруисты процветают благодаря статистическому парадоксу [Электронный ресурс] // Элементы большой науки. 2009. Электрон. дан. Режим доступа: <http://elementy.ru/news/430970>.
- Проворов Н. А., Воробьев Н. И., Андронов Е. Е. Макро- и микроэволюция бактерий в системах симбиоза // Генетика. 2008. Т. 44. № 1. С. 12–28.
- Северцов А. С. Теория эволюции : учебник для студентов вузов. М. : Гуманитарный изд. центр Владос, 2005. 380 с.
- Холдэн Дж.Б. С. Факторы эволюции. М. ; Л. : Биомедгиз, 1935. XXVIII, 122 с.
- Alexander R. D., Borgia G. Group selection, altruism, and the levels of organization of life // Annual Review of Ecology and Systematics. 1978. Vol. 9. P. 449–474.
- Allee W. C., Emerson A., Park O., Park T., Schmidt K. P. Principles of Animal Ecology. Philadelphia : W. B. Saunders Co, 1949. XII, 837 p.
- Boorman S. A., Levitt P. R. Group selection at the boundary of a stable population // Theoretical Population Biology. 1973. Vol. 4. P. 85–128.
- Bourke A. F. G., Franks N. R. Social Evolution in Ants. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1995. IX, 529 p.
- Chuang J. S., Rivoire O., Leibler S. Simpson's paradox in a synthetic microbial system // Science. 2009. Vol. 323. 9 January. P. 272–275.
- Darwin Ch. The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. Vol. 1–2. Vols., London: John Murray, 1871. VIII+423 p.
- Dawkins R. The Selfish Gene. N. Y. ; Oxford : Oxford Univ. Press, 1976. XI, 224 p.
- Dawkins R. Twelve misunderstandings of kin selection // Zeitschrift für Tierpsychologie. 1979. Bd. 51. Hf. 3 P. 184–200.
- Dawkins R. The Extended Phenotype. The Long Reach of the Gene. N. Y. ; Oxford : Oxford Univ. Press, 1982a. X, 307 p.
- Dawkins R., Replicators and vehicles // Current Problems in Sociobiology. Cambridge (Mass.): Cambridge Univ. Press, 1982b. P. 45–64.
- Dugatkin L. A., Reeve H. K. Behavioural ecology and levels of selection: Dissolving the group selection controversy // Advances in the Study of Behaviour. 1994. Vol. 23. P. 101–133.
- Endler J. A. Natural Selection in the Wild. Princeton : Princeton Univ. Press, 1986. XIII, 305 p.
- Fisher R. A. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford : Clarendon Press, 1930. 272 p.
- Fisher R. A. The Genetical Theory of Natural Selection : A Complete Variorum Edition. Oxford : Oxford Univ. Press, 1999. XII, 332 p.
- Gore J., Youk H., van Oudenaarden A. Snowdrift game dynamics and facultative cheating in yeast // Nature. 2009. Vol. 459. № 7244. P. 253–256.
- Gould S. J. The Structure of Evolutionary Theory. Cambridge (Mass.) ; L. : The Belknap Press of Harvard Univ. Press, 2002. XXII + 1433 p.
- Grafen A. Natural selection, kin selection and group selection // Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach / eds : J. R. Krebs & N. B. Davies. Oxford : Blackwell Publ, 1984. P. 62–84.
- Hamilton W. D. Altruism and related phenomena, mainly in social insects // Annual Review of Ecology and Systematics. 1972. Vol. 3. P. 193–232.
- Hull D. L. Individuality and selection // Annual Review of Ecology and Systematics. 1980. Vol. 11. P. 311–332.
- Lack D. Population Studies of Birds. Oxford : Oxford Univ. Press, 1966. V, 341 p.
- Leigh E. G. Jr. Levels of selection, potential conflicts, and their resolution: The role of the “common good” // Levels of Selection in Evolution / ed. by L. Keller. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1999. P. 15–30.
- Levels of Selection in Evolution / ed. by L. Keller. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1999. XII, 318 p.

- Levins R.* Extinction // Some Mathematical Questions in Biology Providence : AMS, 1970. P. 77–107.
- Lewontin R. C.* The units of selection // Annual Review of Ecology and Systematics. 1970. Vol. 1. P. 1–18.
- Matessi C., Jayakar S. D.* Conditions for the evolution of altruism under Darwinian selection // Theoretical Population Biology. 1976. Vol. 9. P. 360–387.
- Maynard Smith J.* Group selection and kin selection // Nature. 1964. Vol. 201. 4924. P. 1145–1147.
- Maynard Smith J.* Group selection // Quarterly Review of Biology. 1976. Vol. 51. P. 277–283.
- Maynard Smith J.* The evolution of social behaviour — a classification of models // Current Problems in Sociobiology Cambridge (Mass.) : Cambridge Univ. Press, 1982. P. 29–44.
- Nunney L.* Group selection, altruism, and structured-deme models // American Naturalist. 1985. Vol. 126. P. 212–230.
- Okasha S.* Evolution and The Levels of Selection. Oxford: Clarendon Press, 2006. XII, 263 p.
- Pomiankowski A.* Intrageneric conflict // Levels of Selection in Evolution / ed. by L. Keller. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1999. P. 121–152.
- Queller D. C.* A general model for kin selection // Evolution. 1992a. Vol. 46. P. 376–380.
- Queller D. C.* Quantitative genetics, inclusive fitness, and group selection // American Naturalist. 1992b. Vol. 139. P. 540–558.
- Reeve H. K., Keller L.* Levels of selection: Burying the Units-of-Selection debate and unearthing the crucial new issues // Levels of Selection in Evolution / ed. by L. Keller. Princeton, New Jersey : Princeton Univ. Press, 1999. P. 3–14.
- Sturtevant A. H.* Essays on evolution. II. On the effects of selection on social insects // Quarterly Review of Biology. 1938. Vol. 13. P. 74–76.
- Wade M. J.* A critical review of the models of group selection // Quarterly Review of Biology. 1978. Vol. 53. P. 101–114.
- Wade M. J.* The evolution of social interactions by family selection // American Naturalist. 1979. Vol. 113. P. 399–417.
- Wade M. J.* Kin selection: its components // Science. 1980. Vol. 210. P. 665–667.
- Williams G. C.* Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought. Princeton ; N. Y. : Princeton University Press, 1966. X, 307 p.
- Wilson E. O.* Sociobiology. The New Synthesis. Cambridge (Mass.) : The Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1975. IX, 697 p.
- Wilson D. S.* A theory of group selection // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 1975. Vol. 72. P. 143–146.
- Wilson D. S.* Structured demes and the evolution of group advantageous traits // American Naturalist. 1977. Vol. 111. P. 157–185.
- Wilson D. S.* Structured demes and trait-group variation // American Naturalist. 1979. Vol. 113. P. 606–610.
- Wilson D. S.* The Natural Selection of Populations and Communities. Menlo Park, CA : Benjamin/Cummings Publishing Co. Inc., 1980. XV, 186 p.
- Wilson D. S.* The group selection controversy: history and current status // Annual Review of Ecology and Systematics. 1983. Vol. 14. P. 159–187.
- Wilson D. S.* Weak altruism, strong group selection // Oikos. 1990. Vol. 59. № 1. P. 135–140.
- Wright S.* Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16. P. 97–159.
- Wright S.* Tempo and mode in evolution: a critical review // Ecology. 1945. Vol. 26. P. 415–419.
- Wynne-Edwards V.C.* Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour. Edinburgh : Oliver and Boyd, 1962. XI, 653 p.

The Group Selection Concept from Charles Darwin to Nowadays

V. E. Kipyatkov

St. Petersburg State University

St. Petersburg, Russia: vladilen.kipyatkov@gmail.com

The idea of group selection was set forward by Charles Darwin (1859) who, in discussing the problem of the evolution of sterile workers in social insects, has suggested “that selection could be applied to family in the same way as to individual”. The onset of modern group selection controversy was initiated by the book by V. Wynne-Edwards (1962) who explained altruism and population regulation in animals by interdemec natural selection affecting populations. During the first stage of controversy the interdemec selection was shown to be a “process of the second order”, i. e. much less powerful in comparison to individual selection, and thus it can't to be a cause of altruism evolution. During the second stage of controversy the models of intrademec selection were developed. The important finding of the new models was that altruism could evolve be group selection, provided interactants within groups showed a greater than average genetic similarity. Models of intrademec and kin selections appeared mathematically equivalent. They represent alternative means of analysing the evolution of altruism. The two concepts need not be opposed. Recently the group selection controversy was replaced by more practical ideas of multilevel selection. The two problems are of greater importance: how natural selection among lower-level biological vehicles creates higher-level vehicles, and how selection at one level affects selection at lower of higher levels?

Keywords: evolution, altruism, group selection, interdemec selection, intrademec selection, kin selection, levels-of-selection theory.