

***Рухленко И.А.***  
**«КОРОЛЕВА ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОБЛЕМ» - КРАТКИЙ  
АНАЛИЗ ОТДЕЛЬНЫХ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ**

***Ruhlenko I. A.***  
**“THE QUEEN OF EVOLUTIONAL PROBLEMS” – A BRIEF  
ANALYSIS OF CERTAIN EXPERIMENTAL RESULTS**

***Ключевые слова:*** половое размножение, анизогамное размножение, «королева эволюционных проблем», «двойная цена самцов», «эволюционный парадокс», «храповик Меллера», рекомбинация.

***Keywords:*** sexual reproduction, heterogamous reproduction, “The queen of evolutionary problems”, “male’s double meaning”, “evolutional paradox”, “Moller’s ratchet”, recombination.

***Аннотация***

*Проанализированы результаты отдельных недавно опубликованных исследований, посвященных проблеме наличия в природе полового размножения. Сделан вывод, что новые исследования тоже не смогли объяснить «королеву эволюционных проблем».*

***Abstract***

*The article presents the results of certain recently published researches on the problem of availability of sexual reproduction in nature. We concluded that new researches failed to explain “The queen of evolutionary problems”.*

Перед теорией эволюции до сих пор стоит неразрешенной так называемая «королева эволюционных проблем» [1]. Эта проблема формулируется просто - почему большинство организмов предпочитают половое размножение? До сих пор непонятно, зачем вообще существует в природе половое размножение, если размножение бесполом способом, как минимум, в два раза выгодней - в ходе бесполого размножения самки не «выбрасывают на ветер» 50% своих ресурсов на создание бесполезных самцов.

Если бесполой самка совершит определенное репродуктивное усилие на создание 100%-ной копии своих генов, то самка, предпочитающая размножаться половым способом, должна совершить такое же репродуктивное усилие на создание копии, в которой будет лишь 50% её генов, а остальные 50% будут от самца, практически не принимавшего участие в создании новой копии. Таким образом, чтобы создать 100% собственных генов, такой (половой) самке необходимо совершить вдвое большее репродуктивное усилие (создать две копии по 50% генов). Это и

называется "двойная цена полового размножения" (формулировка, в которой подчеркивается генетический вклад в потомство, как мера приспособленности организма [2]). Другие исследователи предпочитали формулировать «королеву эволюционных проблем» не через генетический, а через ресурсный вклад в потомство. Такая формулировка данной проблемы получила меткое название «двойная цена самцов» [1].

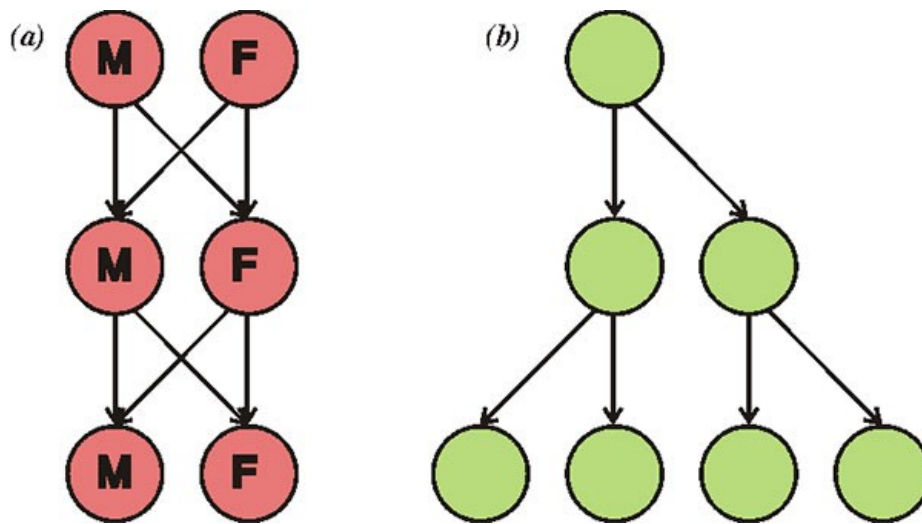
Т.е. проблему наличия в природе полового размножения разные исследователи озвучивали разными способами:

1. Через "гены". При половом размножении дочернему организму передается лишь 50% генов размножающегося индивидуума (вместо 100%, как при бесполом) [2].

2. Через "ресурсы". Самки в половых популяциях затрачивают на размножение удвоенное количество ресурсов (на создание самцов) по сравнению с бесполоыми линиями [1].

3. Наконец, можно сформулировать ту же проблему полового размножения, выразив её не через генетический или ресурсный вклады, а через, казалось бы, такой неожиданный (в рамках данного вопроса) фактор, как конкуренция. Поскольку "половой" популяции для успешного размножения необходимо иметь две особи вместо одной, то это повышает напряженность конкурентной борьбы в таких популяциях в два раза – не участвующие в размножении самцы потребляют ресурсы, которые могли бы использоваться самками.

Очевидно, что какую бы из трех формулировок «королевы эволюционных проблем» мы ни выбрали, преимущество бесполого размножения над половым в любом случае выглядит просто чудовищным. Это преимущество не на гипотетические доли процента повышенной приспособленности (от неких гипотетических «полезных мутаций»), которые постепенно отбираются естественным отбором, а реальное 200%-ное преимущество в приспособленности (выраженное одним из перечисленных выше способов) бесполой линии над половыми. Причем это преимущество будет реализовываться немедленно, мгновенно, стоит только какой-нибудь мутантной особи в исходной половой популяции начать размножаться бесполом способом. Понятно, что такие особи должны взрывообразно распространяться по популяции и завоевывать её в течение считанных поколений (при прочих равных).



**Рисунок 1. Увеличение численности бесполой линии (справа) в сравнении с популяцией, размножающейся половым способом (слева).**

Компьютерное моделирование показывает, что если в какой-либо половой популяции появятся мутантные особи, размножающиеся бесполом способом, то за счет двойного преимущества в размножении (при прочих равных) доля бесполок составит в популяции **95%** уже к **15** поколению<sup>1</sup>. А примерно к **25** поколению половые особи должны быть вытеснены практически полностью.

Причем на этом двойном (генетическом, ресурсном или конкурентном) преимуществе бесполого размножения над половым, список преимуществ бесполого размножения не заканчивается – бесполое размножение имеет еще и другие не столь значительные, но тоже заметные достоинства, делающие его выгодным даже более чем в два раза:

1. Отсутствует рекомбинация – следовательно, уже отобранные (предполагаемым естественным отбором) полезные сочетания генов не разбиваются рекомбинацией в следующих поколениях (т.е. знаменитый «кошмар Дженкина» [3] для бесполок организмов не актуален<sup>2</sup>).

<sup>1</sup> Расчет делался от исходно принятого 1%-ного содержания бесполок особей в моделируемой половой популяции размером 10.000 особей и числе потомков, принятым 4.

<sup>2</sup> Кошмар Дженкина в «современной интерпретации» звучит примерно так. Если приспособленность организма повышается в результате удачного сочетания определенных признаков («порода»), а каждый в отдельности признак из данного списка бесполезен, то естественному отбору, отобравшему в данном поколении именно это удачное сочетание, в следующем поколении станет «не с чем работать», т.к. отобранное им удачное сочетание признаков («порода») в следующем поколении с высокой степенью вероятности разрушится рекомбинацией. Особенно это актуально для природной среды, где скрещивание организмов имеет в значительной степени случайный характер (а не осознанный, производимый селекционером в случае искусственного отбора). Компьютерное моделирование показывает, что знаменитый «кошмар Дженкина», действительно, имеет место - при принятых условиях (где полезно именно удачное сочетание нескольких свободно рекомбинирующих признаков, а не каждый из этих признаков в отдельности), естественный отбор оказывается неспособным отобрать эти признаки – наоборот, дрейф генов постепенно удаляет моделируемые признаки из популяции.

2. Половым клеткам не надо тратить энергию и время на поддержание процессов мейоза, сингамии и кариогамии.
3. Нет необходимости в «перекрестном оплодотворении», следовательно, вообще нет проблемы поиска полового партнера.
4. Отсутствует риск получить травму в ходе копуляции.
5. Отсутствует риск заразиться паразитами во время копуляции.
6. Не нужно участвовать в конкурентной борьбе за половых партнеров, т.е. тратить время и ресурсы еще и на «любовные игры» (танцы, пляски, песни, построение брачных беседок, рыцарские турниры и прочее). Хотя это, конечно, больше касается самцов, но и самки тоже в какой-то степени становятся «заложницами» этих брачных игр.

Всё выше перечисленное, естественно, бросает вызов господствующему в настоящее время в биологии принципу «биологической целесообразности». Находясь в рамках данного принципа, приходится как-то объяснять этот парадокс – нужно предложить какой-то чрезвычайно мощный фактор пользы полового размножения, хотя бы уравнивающий половое размножение с бесполом. Причем необходимо, чтобы эта выгода была немедленной (а не отсроченной), иначе естественный отбор все равно будет отбирать в сторону немедленной выгоды бесполого размножения, даже если впоследствии это будет грозить чем-то неприятным всей популяции в целом.

Существуют разные гипотезы объяснения данного эволюционного парадокса, подробно обсуждать которые здесь мы не будем, т.к. по данному вопросу имеется огромный объем соответствующих научных публикаций (см., например, в русско-язычных обзорах [4,5,6]). Основные гипотезы, пытающиеся объяснить наличие полового размножения в природе, удобно разделить на определенные группы - «экологические» и «мутационные» гипотезы [4]:

*«...хотя количество гипотез уже перевалило за двадцать (Kondrashov, 1993), единой общепризнанной теории пока нет...*

*...В настоящее время основные преимущества полового размножения над бесполом связывают либо с более быстрой адаптацией к изменчивой среде (экологические гипотезы), либо с более медленной потерей адаптации в стабильной среде (мутационные гипотезы). Хотя в учебниках обычно упоминается лишь первый подход, его универсальность не очевидна, поскольку все экологические гипотезы требуют достаточно специфических условий - прежде всего крайнего непостоянства среды. Второй подход базируется на том, что половые организмы имеют более эффективный механизм очищения генома от вредных мутаций.*

*Мутационные гипотезы отличаются большей универсальностью, поскольку появление новых мутаций в геноме неизбежно из-за существующих физических ограничений на точность процессов репликации и репарации ДНК... ..Четыре лидирующие гипотезы (три мутационные: храповик Мёллера, гипотеза Мэннинга, мутационная детерминистическая гипотеза, а также одна экологическая: гипотеза Чёрной Королевы) раскрывают преимущества полового размножения, используя различные механизмы (детерминистический и стохастический), которые действуют на разных временных масштабах (краткосрочный и долгосрочный) и на разных уровнях отбора (индивидуальный и групповой отбор)...» [4].*

К сказанному К.Ю. Попадьяным [4] можно добавить, что «экологическую» группу гипотез можно смело назвать «эволюционными», так как в гипотезах этой группы подчеркивается именно положительная «эволюционная» роль рекомбинации признаков, позволяющей:

1). Быстро получать новые удачные сочетания признаков. Например, несколько полезных мутаций, возникших в разных особях полой популяции независимо, в результате рекомбинаций через несколько поколений могут быстро «сойтись» в одной особи (для бесполой видов подобный процесс объединения разных полезных мутаций из разных линий в одной особи почти невозможен).

2). В полой популяции имеется большой набор разных вариантов генома, некоторые из которых могут оказаться полезными в новых условиях среды или при неожиданном изменении этих условий.

Перечисленные «эволюционные наклонности» пологого размножения, их важность именно для эволюции в целом, подчеркивались, начиная еще с работ Вейсмана [7].

Избегая подробного обсуждения достоинств и недостатков всех имеющихся гипотез, сразу отметим, что ни одна из выдвинутых гипотез причин существования в природе пологого размножения (см. обзоры [4,5,6]) пока не является универсальной – каждая из них либо имеет существенные недостатки, либо не является универсальной.

Например, так сильно подчеркиваемое в «экологической» группе гипотез (см. выше) постулирование неких «полезных мутаций, объединяющихся в одной особи», по сути, является лишь теоретической спекуляцией. Непонятно, что это за полезные мутации и насколько конкретно они повышают приспособленность организмов, как по отдельности, так и собранные вместе, в сравнении с реальной двойной выгодой бесполого размножения. Чисто логически выглядит привлекательной мысль, что приспособленность особи, в которой в результате рекомбинации объединилось сразу несколько полезных

мутаций, резко повысится. Однако проведенные в свое время экспериментальные исследования дали по этому вопросу весьма неоднозначные результаты, как за, так и против данного гипотетического предположения [6].

То же самое можно сказать и в отношении «мутационных гипотез», где предполагается эффективная роль полового размножения в предполагаемом противостоянии потоку возникающих вредных мутаций.

Известно, что вообще все гипотезы, посвященные данной проблеме (как о «чрезвычайной пользе полового размножения», так и о «чрезвычайном вреде бесполого размножения») разбиваются о факт наличия в природе облигатно размножающихся бесполок организмов, например, бделлоидных коловраток. Как известно, бделлоидные коловратки вполне успешно выживают (это биологически процветающая группа), размножаясь строго бесполом способом на протяжении предполагаемых десятков миллионов лет:

*«...Бделлоидные коловратки — главный камень преткновения для всех теоретиков, пытающихся объяснить биологический смысл полового размножения. Какое ни придумай объяснение, сразу же возникает «проклятый» вопрос: если половое размножение такое полезное, как же бделлоидные коловратки без него обходятся? И если бделлоидные коловратки нашли способ без него обходиться, почему другие животные не пошли по тому же пути? Ведь половое размножение — весьма «дорогое удовольствие» с точки зрения естественного отбора. При бесполом размножении вы передаете каждому потомку все свои гены, а при половом — только половину.*

*Между тем естественный отбор по определению благоприятствует тем организмам, которые наиболее эффективно «тиражируют» свои гены в следующих поколениях. За половое размножение приходится платить двукратным снижением этой эффективности. Выдающийся биолог Джон Мэйнард Смит (*John Maynard Smith*) назвал этот парадокс «двойной ценой пола» (*twofold cost of sex*). Другой выдающийся биолог и популяризатор науки, Ричард Докинз (*Richard Dawkins*), в книге *The Ancestor's Tale* («Рассказ прауродителя») подчеркивает, что любое теоретическое построение, указывающее на преимущества полового размножения, обязательно должно как-то объяснять парадокс бделлоидных коловраток (или даже начинаться с такого объяснения)...» [8]*

В недавно опубликованной работе [9] группа исследователей попыталась решить парадокс бделлоидных коловраток. В работе было установлено, что за счет способности к высыханию, бделлоидные коловратки могут таким образом полностью избавляться от своих смертельных паразитов (паразитических грибков рода *Rotiferophthora*).

Высохшие коловратки могут находиться в высохшем состоянии весьма долго, более того, переноситься ветром на далекие расстояния и попадать в местообитания, предположительно свободные от паразитов. Исследователи предположили, что это обстоятельство и позволяет им не использовать для своего размножения дорогостоящий половой процесс.

Одна из имеющихся гипотез, пытающаяся решить «королеву эволюционных проблем» предполагает, что половое размножение позволяет организмам более эффективно противостоять собственным паразитам за счет более быстрой адаптивной эволюции на основе рекомбинации (так называемая гипотеза «красной королевы»). Исследователи в данной работе взяли эту гипотезу в качестве рабочей и показали, что бделлоидные коловратки могут избавляться от паразитов озвученным выше специфическим образом (длительным высыханием и переносом ветром). Следовательно (сделали вывод исследователи), это и есть причина отсутствия у бделлоидных коловраток полового размножения.

В связи с этим отметим, что отдавая должное несомненным достоинствам этой работы в эмпирическом аспекте, можно лишь пожалеть, что исследователи, сделав выше озвученный вывод, не огляделись вокруг в поиске аналогичных примеров. Если бы они это сделали, то, несомненно, обнаружили бы наличие в живой природе большого числа организмов, размножающихся полностью аналогичным способом, тем не менее, всё равно упрямо практикующих половое размножение. Например, яйца многих животных образуют длительно покоящуюся стадию, в том числе, через длительное высыхание, в том числе, с разносом этих высохших яиц на очень значительные расстояния. Сюда относятся как паразитические, так и не паразитические организмы, как с обязательным половым размножением, так и с чередованием полового и бесполого поколения.

Классическим примером здесь может служить жаброногий рачок, хорошо известный аквариумистам – *Artemia salina*. Хорошо известно, что этот рачок демонстрирует все возможные способы размножения – как партеногенетически, без самцов, так и половое размножение с самцами. Имеется как размножение яйцами, так и яйцеживорождение. Причем яйца способны к очень длительному высыханию, могут сохраняться годами и переноситься на очень далекие расстояния. Т.е. в случае рачка *Artemia salina* мы имеем абсолютно те же особенности, которые исследовались и у коловраток. Тем не менее, рачки артемии, как видим, совсем не стремятся окончательно избавляться от полового размножения. Рядом друг с другом мирно сосуществуют разные расы артемии – как партеногенетические, так и половые. Более того, у этих рачков имеются также и полиплоидные расы – ди-, три-, тетра-, пента- и октоплоидные... И всё это разнообразие сосуществует вместе – бесполое линии не вытесняют половые. Остается лишь предположить, что этот удивительный (в свете имеющихся

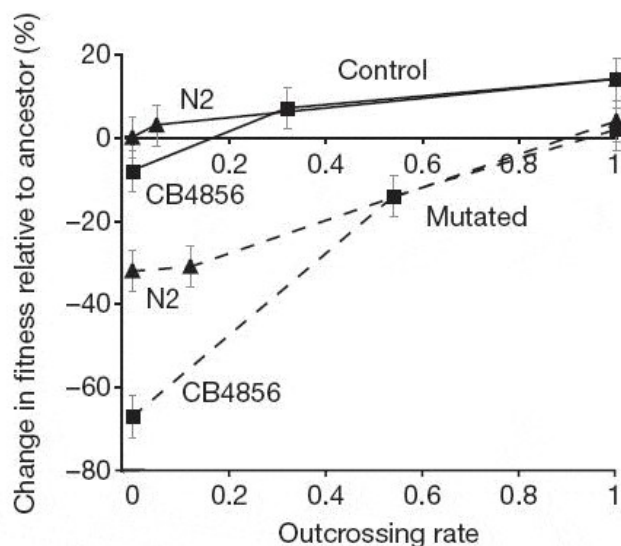
представлений о внутривидовой конкуренции) факт имеет место за счет каких-то других факторов, совершенно не связанных с борьбой с паразитами методом высыхания.

Кроме того, нельзя не отметить, что «гипотеза красной королевы» не универсальна. Как известно, у высших животных (например, позвоночных) имеется специфический способ борьбы с паразитами – чрезвычайно эффективная иммунная система. Непонятно, почему имея такой эффективный механизм борьбы с инфекцией, эти организмы столь редко прибегают к вдвое более быстрому (следовательно, вдвое более экономному) бесполому размножению, к тому же полностью избавляющему от проблемы поиска полового партнера и риска получения травм или передачи инфекции при копуляции.<sup>3</sup>

На другой вышедшей недавно работе [10] мы остановимся немного подробней. Главным достоинством этой работы является то, что в ней была предпринята попытка проверить возможные выгоды полового размножения не теоретическими моделями (которых выдвинуто уже достаточно), а чисто эмпирически.

В данной статье проводились исследования, посвященные проверке гипотез «храповика Меллера» и «красной королевы» [4,5]. Результаты проведенных исследований показали, что хотя эффекты, предсказываемые данными гипотезами, и имеют место в реальности, но в целом эти гипотезы несостоятельны – они не в состоянии оправдать целесообразность двойной стоимости полового размножения.

Если мы посмотрим на соответствующий рисунок (Рис. 2):



<sup>3</sup> Партеногенез у позвоночных является весьма редким явлением, хотя и встречается. Например, недавно был установлен партеногенез у комодского варана, причем партеногенез, оригинальный по механизму [11].



**Рисунок 2. Из работы [10]. Показана степень падения приспособленности за 50 поколений (относительно условного начального нулевого значения) в 100%-но бесполом линиях (левые точки на графиках) по сравнению с 100%-ными половыми линиями (правые точки на графиках) червей *Caenorhabditis elegans*. Промежуточное положение занимают точки, соответствующие линиям червей, практиковавших половое размножение вместе с бесполом. По вертикальной оси - изменение приспособленности в ходе эксперимента. Положительные значения означают повышение приспособленности, отрицательные - снижение. Пунктирные линии – это опытные черви, подвергшиеся искусственному мутированию. Сплошные линии – контрольные черви (естественный мутационный фон).**

то увидим, что даже в самом худшем для бесполой популяции случае, при мутационном фоне в 4 раза выше естественного (!) приспособленность бесполой популяции за 50 поколений упала примерно на 70%. А мы уже знаем, что бесполое размножение у нас вытесняет половое при прочих равных всего за 15 – 25 поколений. Получается, что даже при максимальном благоприятствовании «храповику Меллера», все равно его эффект не в состоянии перебить двойную цену полового размножения.

Если же мы посмотрим, насколько снизилась за 50 поколений приспособленность облигатно бесполой линии при естественном мутационном фоне (см. рис. 2), то увидим, что полученная экспериментально величина снижения приспособленности в этом случае составила всего 7 - 10%. Становится ясно, что гипотеза «храповика Меллера» не выдержала экспериментальной проверки – пока приспособленность бесполой линии по такому механизму снизится хоть сколько-нибудь существенно, эти бесполое линии успеют безвозвратно вытеснить из популяции всех половых особей несколько раз подряд.

Поскольку проверка проводилась эмпирическая, то в сущности неважно, какая именно из теоретических моделей не прошла проверку фактами – только лишь модель «храповика Меллера», или же вместе с ней и детерминистическая гипотеза Кондрашова [4,5,12] (на самом деле, конечно, всё вместе). Важно лишь то, что по факту, обнаруженный эффект пользы от полового размножения не в состоянии «перебить» двойную цену этого размножения даже в условиях повышенного мутационного фона (не говоря уже о естественном). На этом можно, в принципе, поставить точку. Но все же хочется добавить еще несколько слов:

1. В исследованиях была применена не совсем корректная для поставленных целей методика. А именно, частоту мутирования искусственно повышали в 4 раза (!). Вероятно, для того, чтобы

смоделировать долгое число поколений. Но именно в данном случае этого было делать нельзя. Нельзя потому, что храповик Меллера именно об этом и говорит – что половое размножение нужно потому, что в бесполом линиях, если возникает вредная мутация, она исчезнуть уже не может, поэтому вредные мутации в таких популяциях будут накапливаться. В результате, бесполое популяции должны постепенно вырождаться. А «половые популяции» могут успешно бороться с этой проблемой благодаря рекомбинации. Понятно, что бесполое популяция более уязвима (на коротком участке времени) к повышенной частоте мутирования, чем половая, т.к. если в бесполой популяции возникнет вредная мутация, то она уже «спрятаться» обратно не сможет. А в половой популяции возникшее вредное сочетание генов вполне может быть разрушено рекомбинацией в следующем поколении. Поэтому повышать в данном исследовании мутационный фон – это всё равно, как если бы в ходе исследования – какие боксеры лучше – высокие, или низкие, проводить тестовые поединки этих боксеров в помещении с потолком на уровне 1.5 метра.

2. Исследователи остановили свое исследование по прошествии 50 поколений. Если бы они его продолжили дольше на этом же мутационном фоне, то вероятнее всего, обнаружили, что когда «скрытый» период накопления вредных мутаций в половой популяции подошел бы к концу (т.е. когда обе копии ДНК основательно «насытились» вредными мутациями), жизнеспособность в такой популяции тоже стала бы резко падать. Возможно, примерно так же резко, как падала приспособленность бесполой линии чуть раньше (без «прикрытия» рекомбинацией).

3. Как известно, абсолютно бесполое бделлоидные коловратки (класс животных ~ 400 видов) существуют уже десятки миллионов лет, и при этом являются процветающей группой животных. В свете полученных результатов, т.е. установленного снижения приспособленности бесполой линии червей примерно на 10% всего за 50 поколений, приходится лишь недоумевать, почему бделлоидные коловратки до сих пор живы.

4. Многие живые существа имеют изогамное половое размножение (либо перекрестный гермафродитизм). Эти способы размножения равноценны бесполому способу, и при этом рекомбинация имеет место в каждом поколении. Т.е. такое размножение обладает предполагаемыми выгодами обоих способов размножения, и не имеет их недостатков. Возникает вопрос, почему подавляющее большинство организмов (с анизогамным половым размножением) не берут пример со своих более мудрых (и в два раза быстрее размножающихся) соседей?

5. У самих червей, тех самых, с которыми проводились эксперименты, в естественных условиях частота перекрестного оплодотворения составляет всего примерно 5%. Т.е. самок очень много, следовательно, такая популяция быстро размножается, но при этом и обмен генами между особями тоже существует (за счет 5% особей, выступающих в роли самцов). Опять возникает вопрос – почему другие организмы не имеют столь мудрого соотношения полов? Почему в живой природе соотношение полов почти всегда 1:1? Т.е. почему самцов всегда так неоправданно много (для популяции)?

В некоторых научно-популярных источниках [13] наличие подобного соотношения продолжают объяснять с помощью гипотезы «паразитирования самцов на самках», т.е. в свете «закона Фишера» [14] (о том, почему соотношение полов должно быть именно 1:1), а также концепции «эволюционно-стабильных стратегий» [13]. Очевидно, что самцом быть более выгодно, чем самкой. Вследствие этой выгоды, организмы получают преимущество в случае реализации ими именно стратегии самца. Но очевидно также, что это приводит к возникновению конкуренции за роль самца. Простые расчеты показывают, что именно при соотношении полов 1:1 создается оптимальное соотношение полов, которое уже не выгодно отклонять ни в сторону самок, ни в сторону самцов. Т.е. эгоистические, конкурирующие интересы индивидуумов реализуются в наиболее устойчивую комбинацию (эволюционно стабильную стратегию) именно при соотношении 1:1. Поэтому, якобы, мы и наблюдаем в природе такое соотношение полов, хотя популяции в целом выгодней, конечно, иметь меньше самцов и больше самок – в этом случае популяции будут размножаться быстрее (или стабильно поддерживать определенную численность при меньшем числе ресурсов). Но «эгоистические интересы» организмов не дают распространиться среди организмов более выгодным (для популяции в целом) соотношениям полов (например, 1:2, 1:10, 1:100 и пр.).

Однако при таком объяснении, во-первых, возникает вопрос, почему в подобной ситуации столь сильного «паразитизма самцов на самках», когда «зараженность» популяции «паразитами» (самцами) составляет соотношение 1:1 (т.е. один «паразит» здесь приходится на одного «хозяина»(!))... почему же в этой ситуации естественный отбор не отбирает популяции, абсолютно иммунные к подобному виду паразитизма? Т.е. почему не происходит замена чрезвычайно отягощенных «паразитами» половых популяций бесполовыми линиями [1]? Ведь бесполое линии по умолчанию совершенно иммунны для «самцов-паразитов».

Во-вторых, подобные размышления не учитывают, что возможны и другие варианты решения данной проблемы, которые, кстати, реализуются в природе. Например, чередование бесполох и половых поколений, наблюдаемое в природе у отдельных видов.

Допустим, имеется популяция, где диплоидные самки размножаются только бесполом способом, партеногенетически, производя гаплоидных самцов и самок. А гаплоидные самцы и самки вступают уже в половое размножение между собой, с образованием исходных диплоидных бесполок (размножающихся партеногенетически) особей. В этом случае соотношение самцов в данной популяции будет 1:2, точнее, в «развернутом» виде: 1:1:1 (1 половой самец, 1 половая самка, 1 бесполок «самка»). Подобное соотношение более выгодно популяции в целом – такая популяция способна гораздо быстрее увеличивать свою численность, чем аналогичная популяция с соотношением полов 1:1. Более того, быстрее будут увеличивать свою численность в такой популяции даже сами самцы (!), несмотря на то, что они в такой популяции в меньшинстве – за счет ускоренного роста подобной популяции в целом, абсолютное число самцов в ней будет возрастать быстрее, чем в аналогичной популяции с «классическим» соотношением полов (Табл. 1). И при этом, в популяции с подобным распределением полов «эволюционно стабильной стратегией» для самцов будет сохранять свою численность именно в соотношении 1:2, т.к. диплоидные «самки» для них недоступны, «иммунны». Таким образом, подобная гипотетическая популяция будет одновременно и эволюционно стабильной (в рамках соблюдения рассмотренных выше «эгоистических интересов особей»), и гораздо более конкурентоспособной, чем «классическая». Кроме того, все предполагаемые выгоды «полового» размножения (рекомбинация) в подобной популяции тоже реализуются.

**Таблица 1. Сравнение динамики численности двух популяции в условиях неограниченных ресурсов, при числе потомков от каждой самки, принятом 2. Гипотетическая популяция с чередованием полового и бесполого поколений сравнивается с половой популяцией с соотношением полов 1:1. Исходная численность всех особей в обеих популяциях принята за 300 (первое поколение).**

	число особей в поколении					
	I	II	III	IV	V	VI
<b>Особи в гипотетической популяции с чередованием бесполого и полового поколений</b>						
Диплоидные бесполое «самки»	100	200	200	400	400	800
Гаплоидные самцы	100	100	200	200	400	400
Гаплоидные самки	100	100	200	200	400	400
Всего особей данной популяции	<b>300</b>	<b>400</b>	<b>600</b>	<b>800</b>	<b>1200</b>	<b>1600</b>
<b>Особи в половой популяции с соотношением полов 1:1</b>	<b>I</b>	<b>II</b>	<b>III</b>	<b>IV</b>	<b>V</b>	<b>VI</b>

Гаплоидные самцы	150	150	150	150	150	150
Гаплоидные самки	150	150	150	150	150	150
Всего особей данной популяции	<b>300</b>	<b>300</b>	<b>300</b>	<b>300</b>	<b>300</b>	<b>300</b>

Очевидно, возникает вопрос – почему же мы лишь изредка наблюдаем в природе популяции со сменой бесполой и половой поколений (а у позвоночных животных вообще исключительно редко)? Т.е. исходный вопрос – почему в природе столь широко распространено столь невыгодное соотношение полов (1:1) продолжает оставаться серьезнейшей биологической загадкой.

7. И наконец, нельзя не затронуть следующий вопрос. Считается, что для организмов с маленьким геномом и быстрой сменой поколений (например, бактерий), проблема «храповика Меллера» не слишком актуальна – если отмирают особи (или даже целые линии) с вредными мутациями, то эти линии просто замещаются жизнеспособными быстро размножающимися линиями с «чистыми» геномами. Таких линий (с оказавшимися «чистыми» геномами) должно быть относительно много благодаря именно малой величине геномов этих организмов. Считается, что в случае сложных организмов, с большим объемом генома, такой геном гораздо более уязвим к разрушающему потоку вредных мутаций, именно вследствие своей величины. Поэтому и предполагается, что половое размножение нужно для того, чтобы этот сложный геном не разрушался, «предохраняясь» от «храповика Меллера» рекомбинацией (например, с помощью элегантного механизма, предлагаемого гипотезой А.С. Кондрашова [4,5,12]).

Но это, на самом деле, «постановка телеги впереди лошади». Нельзя говорить, что «половое размножение необходимо сложным организмам для того, чтобы их геномы не разрушались». Наоборот, необходимо задать вопрос к теории эволюции – как получилось, что сложные организмы вообще смогли возникнуть, если столь необходимое им половое размножение – в два раза дороже бесполого?

Таким образом, можно сделать вывод, что с получением некоторых новых экспериментальных данных в обсуждаемой нами области пока всё осталось по-прежнему – «королева эволюционных проблем» пока не поддается решению (если, конечно, не выходить за рамки господствующей в современной биологии концепции строгой биологической целесообразности в живой природе).

Если же выйти за упомянутые рамки, то «королева эволюционных проблем» возможно, станет уже не такой загадочной. Известно, что некоторые организмы чередуют бесполое и половое размножение. При этом часто наблюдается положительная связь между неоднородностью

среды и половым размножением. Многие организмы с чередованием половых и бесполовых поколений, летом размножаются бесполом способом, а к зиме переходят к половому размножению, откладывая зимние оплодотворенные яйца.<sup>4</sup> У других организмов (например, у некоторых коловраток) известна положительная связь между плотностью их популяции и склонностью их перехода к половому способу размножения. Т.е. чем выше плотность популяции коловраток, тем в большей степени они склонны размножаться половым способом [15]. По сути, в данном случае коловратки таким образом самоограничивают свою численность (вдвое уменьшая число самок в популяции).

Таким образом, мы наблюдаем в природе, во-первых, что отдельные организмы весьма свободно обращаются со своим процессом размножения, гибко изменяя его, а во-вторых, наблюдаем связь между половым размножением и саморегуляцией численности популяции. Если предположить, что организмы в постулированной Дарвиным «борьбе за существование», совсем не являются «глупыми пешками», «стремясь безудержно увеличивать свою численность», а наоборот, гибко её регулируют, то тогда половое размножение можно рассматривать, как один из способов саморегуляции численности популяции. Экологами давно установлено, что выдвинутый постулат Дарвина о стремлении организмов к безудержному размножению имеет огромное число исключений - хорошо известно, что очень многие популяции имеют механизмы самоограничения своей численности. Начиная с примеров территориального поведения (когда животное занимает участок такого объема, где имеется гораздо больше ресурсов, чем в состоянии потребить это животное)<sup>5</sup>, и кончая специальными механизмами полного прекращения размножения (или включения механизмов миграционного поведения) при достижении популяциями некоего критического порога плотности. Можно было бы назвать и другие, менее известные механизмы самоограничения численности популяций, но обсуждение таких механизмов выходит за рамки данной работы. В свете озвученных примеров можно предположить, что и половое размножение находится в этом же ряду фактов – т.е. на самом деле, является одним из вариантов адаптации организмов к эффективному самоограничению собственной численности.

К сожалению, очевидно, что в рамках концепции *«естественного отбора более приспособленных»* (где более приспособленные – это те, кто оставляет больше потомства), объяснить возникновение специальных

---

<sup>4</sup> Справедливости ради необходимо отметить, что такая связь прослеживается в природе далеко не на всех примерах.

<sup>5</sup> Ярким примером здесь является территориальное поведение шотландской куропатки. Самцы шотландской куропатки занимают участки такого объема, на котором содержатся ресурсы (вереск), почти на 2 порядка (!) большие, чем могут потребить эти куропатки [16:489,17].

механизмов самоограничения организмами их способности к размножению крайне затруднительно.

### Литература

1. *Майнард Смит Дж.* 1981. Эволюция полового размножения. М.: Мир. 272 с.
2. *Williams G. C.* 1975. Sex and evolution. Princeton: Princeton Univ. Press. 181 p.
3. *Jenkin F.* 1867. The origin of species. Art. I. // North Brit. Rev. Vol. 46. P. 277-318.
4. *Понадьин К.Ю.* Эволюция бесполок линий: эколого-генетические механизмы происхождения и поддержания: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16, 03.00.15 Москва, 2005 103 с. РГБ ОД, 61:05-3/894.
5. *Понадьин К.Ю.* 2003. Эволюция полового размножения: роль вредных мутаций и мобильных элементов // Журнал общей биологии. Т. 61. № 6. С. 463-478.
6. *Щербаков В.П.* 2005. Эволюция как сопротивление энтропии. II. Консервативная роль полового размножения // Журнал общей биологии. Т. 66. № 4. С. 300-309.
7. *Weismann A.* 1889. The significance of sexual reproduction in the theory of natural selection // Essays upon heredity and kindred biological problems. Oxford: Clarendon Press. P. 251-332.
8. *Марков А.В.* 2008. Горизонтальный обмен генами заменяет коловраткам половое размножение. Режим доступа: <http://elementy.ru/news/430748>; accessed 14 November 2010.
9. *Wilson C.G., Sherman P.W.* 2010. Anciently asexual bdelloid rotifers escape lethal fungal parasites by drying up and blowing away // Science. Vol. 327. № 5965. P. 574-576.
10. *Morran L.T., Parmenter M.D., Phillips P.C.* 2009. Mutation load and rapid adaptation favour outcrossing over self-fertilization // Nature. Vol. 462. P. 350-352.
11. *Watts C.P., Buley K.R., Sanderson S., Boardman W., Ciofi C, Gibson R.* 2006. **Parthenogenesis in Komodo dragons** // Nature. V. 444. P. 1021–1022.
12. *Kondrashov A.S.* 1993. A classification of hypothesis on the advantage of amphimixis // J. Hered. V. 84. № 5. P. 372-387.
13. *Борисов Н.М., Воробьев Ф.Ю., Гиляров А.М., Еськов К.Ю., Журавлев А.Ю., Марков А.В., Оскольский А.А., Петров П.Н., Шупунов А.Б.* 2010. Доказательства эволюции. 11. Некоторые более сложные доказательства. Режим доступа: <http://evolbiol.ru/evidence11.htm#sexes>; accessed 14 November 2010.
14. *Fisher R.A.* 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Clarendon Press, Oxford. 272 p.

15. *Becks L., Agrawal A.F.* 2010. Higher rates of sex evolve in spatially heterogeneous environments // *Nature*. V. 468. P. 89–92.
16. *Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. М. «Мир». Т.1. 667 с.
17. *Watson A., Moss R.* 1972. A current model of population dynamics in Red Grouse // In: *Proceedings of the XVth International Ornithological Congress*. К.Н. Voous ed. P. 134-149.